



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

# **Caracterización de la respuesta fisiológica de tres variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) bajo condiciones de estrés por déficit hídrico**

**Loyla Rodríguez Pérez**

**Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias Agrarias  
Doctorado en Ciencias Agrarias  
Linea Fisiología de Cultivos  
Bogotá, Colombia  
2015**



# **Caracterización de la respuesta fisiológica de tres variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) bajo condiciones de estrés por déficit hídrico**

**Loyla Rodriguez Pérez  
Código: 797035**

**Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:  
Doctor en Ciencias Agrarias, Línea Fisiología de Cultivos**

**Directora:  
Ph.D. Liz Patricia Moreno Fonseca  
Profesora Universidad Nacional de Colombia**

**Co-director  
Ph.D. Carlos Eduardo Núñez López  
Profesora Universidad Nacional de Colombia**

**Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias Agrarias  
Doctorado en Ciencias Agrarias  
Fisiología de Cultivos  
Bogotá, Colombia  
2015**



Al Dios Padre Madre Creador creadora, por ser la luz que ilumina mi camino  
y la fuerza que me levanta en los momentos de mayor dificultad.

A mi querido viejo, quién ya no está conmigo físicamente,  
quien tantas veces me alentó para seguir adelante.

A mí querida familia, por ser mi apoyo incondicional  
y mis compañeros de vida.



## **Agradecimientos**

Desde lo más profundo de mi corazón expreso mi agradecimiento sincero a todos aquellos seres que Dios Padre puso en mi camino para que de una u otra forma me dieran su mano en esta tarea de mi vida. Mil y mil gracias. Que las leyes de causa y efecto los compensen por su gran generosidad conmigo.

A la profesora Liz Patricia Moreno Fonseca por las incontables horas de dedicación, apoyo y recomendaciones para alcanzar mis objetivos académicos.

Al profesor Carlos Eduardo Núñez López, por sus aportes para la selección de las variedades, por su apoyo para alcanzar mis objetivos académicos.

A la Pontificia Universidad Javeriana por financiar parte de esta investigación.

A la Universidad Nacional de Colombia (Facultad de Agronomía) por facilitar los equipos de Fisiología vegetal, laboratorios y área de invernadero para la realización de este proyecto.

A Darwin Leonel Moreno por su valioso apoyo en las etapas de campo y laboratorio.

A Danny Sanjuanelo por su apoyo en el análisis estadístico de la información.

Al profesor Carlos Guerrero por facilitar el laboratorio de Biología Molecular de virus (Facultad de medicina) y los equipos para las determinaciones bioquímicas.





## Resumen

En esta tesis se evaluó la respuesta fisiológica, bioquímica y de fenología de tres variedades colombianas de papa (*Solanum tuberosum* L.) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. La hipótesis planteada fue que con base en el comportamiento de las variedades en las zonas de producción, las tres variedades de *Solanum tuberosum* L. presentarían respuesta diferencial a un período de déficit hídrico por suspensión del riego. El objetivo de este estudio fue determinar el comportamiento fisiológico, bioquímico y de fenología de plantas de tres variedades colombianas de *S. tuberosum* L. frente a déficit hídrico y la rehidratación. El experimento se estableció en invernadero de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá a coordenadas geográficas 4°35'56"57 LN y 74°04'51"30 LO y altitud de 2.600 msnm. Para ello, los tratamientos se dispusieron en el arreglo de parcelas divididas bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; en la parcela principal se ubicaron las variedades y en la subparcelas el estado hídrico (déficit hídrico o irrigado). Se evaluaron tres variedades Andinas de *S. tuberosum* L.: Diacol Capiro, Pastusa Suprema y Esmeralda. Las plantas irrigadas mantuvieron el  $\Psi_h$  foliar en valores cercanos a 0 MPa durante todo el ciclo de vida. El tratamiento de déficit hídrico se impuso por suspensión de riego a los 74 días después de siembra (dds) durante el estado de inducción de tuberización. El estrés hídrico se aplicó en un período corto de tiempo, 4 a 6 días, hasta alcanzar en el suelo valores cercanos a -45 Kilopascasles, que son considerados como causantes de estrés hídrico en papa. El nivel de estrés también se determinó midiendo el potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) hasta valores más negativos a -1.6 MPa, como el punto de marchitez permanente del suelo para plantas de papa, por ello el tratamiento de déficit hídrico se aplicó hasta alcanzar un  $\Psi_h$  cercano a -2.0 MPa, después de lo cual las plantas fueron rehidratadas. Se evaluó el comportamiento de parámetros fisiológicos como potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foliar, contenido relativo de agua (CRA), fotosíntesis neta (A), la conductancia estomática ( $g_s$ ), transpiración (E), eficiencia intrínseca en el uso de agua (WUEi), parámetros relacionados con la fluorescencia de la clorofila como rendimiento máximo del quantum del PSII ( $F_v/F_m$ ), tasa de transporte de electrones (TTE), eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II (Y(II)), coeficiente de disipación fotoquímica (qP) y coeficiente de disipación no fotoquímica (NPQ), la concentración de clorofila a (CHa), clorofila b (CHb), clorofila total y carotenoides (Car), temperatura de la hoja y parámetros de crecimiento y rendimiento. Igualmente, se determinó la actividad de enzimas del sistema antioxidante Catalasa y Peroxidasa y compuestos asociados con ajuste osmótico como prolina y azúcares reductores; además se determinó el contenido total de azúcares y proteína. Paralelamente, se hizo la descripción de los estados fenológicos principales de desarrollo relacionados con la acumulación de grados día crecimiento (GDC) requeridos para alcanzar cada estado fenológico particular en las tres variedades de papa sometidas a los tratamientos. Las más drásticas reducciones al máximo nivel de déficit hídrico con respecto a las plantas irrigadas, se registraron en el contenido relativo de agua (CRA) 19.01% (P. Suprema), la fotosíntesis neta (A) con el 100% del control (Esmeralda), la conductancia estomática ( $g_s$ ) con el 97.6%

(Esmeralda), la transpiración (E) con el 82.32% (D. Capiro), la eficiencia en el uso de agua intrínseca (WUEi) con el 9.78% del control (D. Capiro), y el rendimiento de tubérculos por planta con el 19.46% (Esmeralda); así mismo, aunque el déficit hídrico indujo incrementos en la temperatura de la hoja y la pérdida de electrolitos de las 3 variedades, los más altos fueron para D. Capiro y P. Suprema respectivamente. Después de 1 día de rehidratación, el 100% de recuperación lo alcanzaron los parámetros: CRA para D. Capiro, A para Esmeralda, gs y E para D. Capiro y Esmeralda, EUAi para Esmeralda,  $F_v/F_m$  para P. Suprema, temperatura de la hoja para D. Capiro, pérdida de electrolitos en las tres variedades. Igualmente, se demostró que en las tres variedades, el déficit hídrico indujo incrementos significativos ( $P \leq 0.01$ ) en la pérdida de electrolitos, el contenido de Malondialdehído, las enzimas antioxidantes como Catalasa y Peroxidasa, compuestos asociados con ajuste osmótico como prolina, azúcares reductores, azúcares totales y proteína total. En adición, se estableció que la duración del ciclo de vida de las plantas de las tres variedades fue de 148 días, con requerimiento de 1850 GDC (temperatura base de 6°C). Las plantas de las tres variedades de *S. tuberosum* L. mostraron características relacionadas con el mecanismo de escape a la limitación hídrica, mediante el acortamiento de la duración de los estadios fenológicos de aparición del órgano floral y floración en D. Capiro, desarrollo de hojas y maduración de frutos en Esmeralda y desarrollo de hojas, formación de brotes laterales en P. Suprema; mientras los estadios fenológicos que no se evidenciaron fueron formación de frutos y maduración de frutos tanto en D. Capiro y P. Suprema. La variedad Esmeralda presentó los valores más altos en parámetros fisiológicos, enzimas antioxidantes, malondialdehído y osmolitos bajo la condición de déficit hídrico. Así mismo, se demostró que las variedades de papa evaluadas desplegaron mecanismos de defensa antioxidante de carácter enzimático y no enzimático para proteger moléculas y estructuras celulares e igualmente activaron mecanismos de ajuste osmótico mediante la síntesis de prolina y azúcares reductores para reducir la pérdida de agua bajo condiciones de déficit hídrico. Se concluye que entre las variedades de *S. tuberosum* L. evaluadas existen diferencias en los mecanismos de respuesta al déficit hídrico, que se explican mediante las variaciones en el comportamiento de parámetros fisiológicos, bioquímicos, de crecimiento, fenología y rendimiento potencial; así como por la diferente capacidad de tolerancia al déficit hídrico por períodos de tiempo diferente. Así mismo, las diferencias en tolerancia al déficit hídrico entre variedades de papa son debidas a las variaciones en la respuesta de parámetros relacionados con el estado hídrico, la fotosíntesis, el ajuste osmótico y la defensa antioxidante principalmente. Así mismo, se determinó que uno de los primeros efectos del período de déficit hídrico fue la reducción en la fotosíntesis neta, la cual fue causada principalmente por la reducción en la conductancia estomática.

**Palabras clave:** estrés, parámetros fisiológicos, parámetros bioquímicos, crecimiento, rendimiento

## Abstract

In this thesis the physiological, biochemical and phenology of three Colombian varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) under water stress and rehydration response is evaluated. The hypothesis was that based on the performance of the varieties in the production areas, the three varieties of *Solanum tuberosum* L. showed differential response to a period of water deficit by irrigation suspension. The aim of this study was to determine the physiological, biochemical and plant phenology three Colombian varieties of *S. tuberosum* L. behavior towards water deficit and rehydration. The experiment was set in a greenhouse at the Universidad Nacional de Colombia. The three varieties of *Solanum tuberosum* L. showed differential response to a period of water deficit by irrigation suspension. Colombia, Bogotá geographical coordinates 4th 35'56"57 LN and LO and 74 ° 04'51"30 altitude of 2.600 meters. Therefore, the treatments were arranged in split arrangement under the design of randomized complete block with three replicates plots; varieties in the main plot and subplot water status (water deficit or irrigated). Was evaluated three varieties of Andean *S. tuberosum* L: Diacol Capiro Pastusa supreme and Esmeralda. Irrigated plants maintained at 0 MPa  $\Psi_h$  foliar and soil matric potential 0 kPa throughout the lifecycle. The drought treatment was imposed by suspending irrigation at 74 days after sowing (DAS) for the state tuber induction. Water stress was applied in a short time, 4 to 6 days until on the floor near -45 Kilopascals values, which they are considered as causing water stress in potato. The stress level was also determined midiento leaf water potential ( $\Psi_h$ ) to more negative at -1.6 MPa, as the wilting point values for potato plants, therefore the drought treatment was performed until a  $\Psi_h$  close to -2.0 MPa, after which the plants were rehydrated. The behavior of physiological parameters such as water potential ( $\Psi_h$ ) foliar, relative water content (RWC), net photosynthesis (A), stomatal conductance (gs), sweating (E), intrinsic efficiency of water was evaluated ( $WUE_i$ ), related to chlorophyll fluorescence maximum quantum yield of PSII ( $F_v / F_m$ ), electron transport rate (TTE), effective quantum efficiency of photosystem II ( $Y(II)$ ), photochemical dissipation coefficient (parameters qP) and non-photochemical dissipation coefficient (NPQ), the concentration of chlorophyll a (CHA), chlorophyll b (CHB), the total chlorophyll and carotenoids (Car), leaf temperature and parameters of growth and performance. Likewise, the activity of antioxidant enzymes catalase and peroxidase system and related compounds as osmotic adjustment with proline determinó and reducing sugars; furthermore, the total content of sugars and protein was determined. Meanwhile, the description of the main phenological stages of development related to the accumulation of growing degree days (GDC) required to achieve each particular growth stage in the three varieties of potatoes subject to treatment was made. The most drastic reductions to the maximum level of water deficit with respect to the irrigated plants were recorded in the relative water content (CRA) 19.01% (P. Suprema), net photosynthesis (A) with 100% of control (Esmeralda), stomatal conductance (gs) to 97.6% (Esmeralda), sweating (E) and 82.32% (D. Capiro), the efficiency of the intrinsic water ( $WUE_i$ ) with 9.78% of control (D. Capiro), and tuber yield per plant with 19.46% (Esmeralda); Likewise, although the water stress induced increases in leaf temperature and electrolyte loss of the 3 varieties, the highest were for P. Suprema and D. Capiro respectively. After 1 day of rehydration, the 100% recovery alcanzaron the parameters: CRA for D. Capiro, A to Esmeralda, gs and E to D. Capiro and Esmeralda, Esmeralda  $WUE_i$ ,  $F_v / F_m$  P. Suprema, temperature sheet for D. Capiro electrolyte loss in the three varieties. Similarly, it was shown that in all three varieties, the water deficit induced significant increases ( $p \leq 0.01$ ) in the loss of electrolytes, malondialdehyde content, antioxidant enzymes such as catalase and peroxidase, compounds associated with

osmotic adjustment as proline, reducing sugars, total sugars and total protein. In addition, it was established that the cycle life of plants of the three varieties was 148 days, GDC requirement 1850 (base 6 ° C). The plants of the three varieties of *S. tuberosum* L. showed characteristics related to the mechanism of escape to water limitation by shortening the duration of the phenological stages of appearance of floral organ and flowering in D. Capiro, leaf development and fruit ripening in Esmeralda and leaf development, formation of side shoots in P. Suprema; while phenological stages were not evidenced fruit formation and fruit ripening both D. Capiro and P. Suprema. Emeraldal variety showed the highest values in physiological parameters, antioxidant enzymes, and malondialdehyde and osmolites under water deficit. So mime, it was shown that potato varieties evaluated deployed antioxidant defense mechanisms of enzymatic and non-enzymatic protecting molecules and cellular structures and also activated mechanisms of osmotic adjustment through the synthesis of proline and reducing sugars to reduce water loss under water deficit conditions. It is concluded that among the varieties of *S. tuberosum* L. evaluated differences in the mechanisms of response to water deficit, explained by variations in the behavior of physiological, biochemical, growth, phenology and yield potential; as well as the different capacity of tolerance to water deficit by different time periods. Likewise, differences in tolerance to water deficit between potato varieties are due to variations in the response of parameters related to water status, photosynthetic efficiency, osmotic adjustment and antioxidant defense mainly. Likewise, it was determined that one of the first effects of the water shortage period was the reduction in net photosynthesis, which was mainly caused by the reduction in stomatal conductance.

**Keywords:** stress, physiological, biochemical parameters, growth, yield

# Contenido

	Pág.
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>XV</b>
<b>Lista de tablas .....</b>	<b>XVII</b>
<b>Lista de Símbolos y abreviaturas.....</b>	<b>1</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>1. Marco teórico.....</b>	<b>7</b>
<b>1.1 El estrés como un factor limitante del crecimiento y desarrollo de las plantas.....</b>	<b>7</b>
1.2 El agua como factor limitante en la agricultura .....	8
1.3 Efectos del déficit hídrico en las plantas .....	9
1.3.1 Efectos a nivel fisiológico y las relaciones hídricas .....	10
1.3.2 Efectos a nivel del crecimiento y del desarrollo.....	14
1.3.3 Producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y otros efectos asociados con estrés oxidativo.....	16
1.4 La limitación hídrica en <i>S. tuberosum</i> L. ....	18
1.5 Respuestas de las plantas al déficit hídrico .....	20
1.5.1 ABA como señalizador del estrés .....	21
1.5.2 Ajuste osmótico.....	22
1.5.3 Antioxidantes.....	24
1.6 La papa <i>Solanum tuberosum</i> L.....	25
1.6.1 Origen, distribución e importancia económica.....	25
1.6.2 Características de la planta de papa <i>Solanum tuberosum</i> L. ....	26
1.6.3 Estados fenológicos de desarrollo de <i>Solanum tuberosum</i> L.....	27
1.6.3.1 La temperatura y los grados día crecimiento (GDC) para las plantas de papa 27	
<b>2. Cambios en el contenido relativo de agua, parámetros relacionados con la fotosíntesis, temperatura foliar y crecimiento en tres variedades de papa (<i>Solanum tuberosum</i> L.) inducidos por déficit hídrico y re-hidratación .....</b>	<b>29</b>
2.1 Resumen.....	29
2.2 Introducción.....	31
2.3 Materiales y métodos .....	33
2.4 Resultados .....	35
2.5 Discusión .....	53
2.6 Conclusiones .....	65

<b>3. Respuesta antioxidante y de ajuste osmótico en tres variedades de papa (<i>Solanum tuberosum</i> L.) en condiciones de estrés hídrico por suspensión de riego</b>	<b>67</b>
3.1 Resumen .....	67
3.2 Introducción .....	69
3.3 Materiales y métodos .....	71
3.4 Resultados.....	75
3.5 Discusion .....	82
3.6 Conclusiones .....	88
<b>4. Crecimiento y Fenología de tres variedades andinas de papa (<i>Solanum tuberosum</i> L.) sometidas a estrés hídrico por suspensión de riego.....</b>	<b>89</b>
4.1 Resumen .....	89
4.2 Introducción .....	90
4.3 Materiales y métodos .....	91
4.4 Resultados y discusión.....	93
4.5 Conclusiones .....	103
<b>5. Discusión final .....</b>	<b>104</b>
<b>6. Conclusiones y Recomendaciones .....</b>	<b>109</b>
6.1 Conclusiones.....	109
6.2 Recomendaciones .....	109
<b>7. Modelo conceptual que involucra los índices de tolerancia para las tres variedades de <i>S. tuberosum</i> L. sometidas a déficit hídrico.....</b>	<b>111</b>
<b>8. Anexos.....</b>	<b>116</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>117</b>

## Lista de figuras

	Pág.
<b>Figura 2-1.</b> A.Temperatura media, mínima y máxima promedio del aire (°C), Humedad relativa media (%) y B. DPV medio (KPa), días después de tratamientos.	36
<b>Figura 2-2.</b> Potencial hídrico de suelo en kilopascales, días después de tratamientos.	36
<b>Figura 2-3.</b> Estado hídrico de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) y Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación.	37
<b>Figura 2-4.</b> Comportamiento de la fotosíntesis neta (A), la conductancia estomática (gs) y la transpiración (E) durante el día medidos cada hora entre las 6:00 a.m y las 5:00 p.m durante el día para las variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda.	39
<b>Figura 2-5.</b> Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A vs DFF) de plantas de papa en los cultivares D. Capiro ( $R^2=0.89$ ), P. Suprema ( $R^2=0.88$ ) y Esmeralda ( $R^2=0.87$ ) con la respectiva ecuación resultante del ajuste al modelo estadístico <i>Mitscherlich</i> . (n= 3 plantas por variedad).	40
<b>Figura 2-6.</b> Parámetros relacionados con la fotosíntesis de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación.	42
<b>Figura 2-7.</b> Eficiencia en el uso de agua intrínseca (WUEi) en plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación.	43
<b>Figura 2-8.</b> Variables derivadas de la fluorescencia de la clorofila a de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación.	45
<b>Figura 2-9.</b> Contenido relativo de clorofila de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación.	47
<b>Figura 2-10.</b> A. Temperatura de la hoja de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación.	48

- Figura 2-11.** Parámetros de crecimiento en plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. 49
- Figura 2-12.** Regresión lineal entre potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foliar con fotosíntesis neta (A), transpiración (B), conductancia estomática (C) y temperatura de la hoja (D), qP (E), NPQ (F), Y(II) (G), ETR (H) usando análisis de regresión lineal.  $r^2$  es el coeficiente de determinación. 52
- Figura 3-1.** Potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foliar de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) y Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. 75
- Figura 3-2.** Pérdida de electrolitos (A) y Contenido de Malondialdehído (B) en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sometidas a estrés por déficit de riego y rehidratación. 76
- Figura 3-3.** Actividad de enzimas antioxidantes en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sometidas a déficit hídrico y rehidratación. 77
- Figura 3-4.** A. Contenido de prolina y B. Proteína total en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sujetas a estrés por déficit hídrico y rehidratación. 78
- Figura 3-5.** A. Azúcar total y B. Azúcares reductores en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sujetas a estrés por déficit hídrico y rehidratación. 79
- Figura 3-6.** Correlación entre el potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) con prolina (A), Malondialdehído (B), actividad peroxidasa (C), actividad catalasa (D), azúcares reductores (E), prolina con Pérdida de electrolitos (F), pérdida de electrolitos con malondialdehído (G), prolina con pérdida de electrolitos (H) y actividad catalasa con prolina (I) usando análisis de regresión lineal.  $r^2$  es el coeficiente de determinación. 81
- Figura 4-1.** A. Patrones de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), humedad relativa (%) y DPV (KPa) y B. Grado día crecimiento acumulado y radiación solar durante el ciclo de vida de *S. tuberosum* L. 93
- Figura 4-2.** Estados fenológicos en las variedades de papa *S. tuberosum* L. de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico 96
- Figura 4-3.** Longitud del tallo en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a modelo polinomial. Los puntos indican promedios ( $n=3$ ) y la línea la tendencia. 99
- Figura 4-4.** Número de hojas por tallo en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a modelo polinomial. Los puntos indican promedios ( $n=3$ ) y la línea la tendencia. 100
- Figura 4-5.** Número de hojas por sitio en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a modelo polinomial. Los puntos indican promedios ( $n=3$ ) y la línea la tendencia. 101
- Figura 4-6.** Número de tallos por sitio en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las



variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a 102  
modelo polinomial para CAP y a modelo exponencial para ESM y SUP. Los puntos  
indican promedios (n=3) y la línea la tendencia.  
100

**Figura 4-7.** Rendimiento potencial de tubérculos en CAP, ESM y SUP sometidas a 103  
déficit hídrico y rehidratación.

## Lista de tablas

	Pág.
<b>Tabla 1-1.</b> Estudios de déficit hídrico en variedades de <i>S. tuberosum</i> L.	20
<b>Tabla 2-1.</b> Parámetros derivados de Curva A/DFF en las variedades de papa D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda mediante ajuste estadístico <i>Mitscherlich</i> .	39
<b>Tabla 2-2.</b> Resultados correlación de Pearson entre parámetros fisiológicos	51
<b>Tabla 2-3.</b> Índices de tolerancia a déficit hídrico para parámetros fisiológicos para cada variedad de <i>S. tuberosum</i> L. calculado partir de la formula propuesta por Cabello <i>et al</i> (2013), en color gris se resaltan los índices más altos.	53
<b>Tabla 3-1.</b> Resultados correlación de Pearson entre parámetros bioquímicos.	80
<b>Tabla 3-2.</b> Índices de tolerancia a déficit hídrico para parámetros bioquímicos para cada variedad de <i>S. tuberosum</i> L. calculado partir de la fórmula propuesta por Cabello <i>et al</i> (2013), en color gris se resaltan los índices más altos.	82

<b>Tabla 4-1.</b> Temperatura media del aire (°C) a cada estado fenológico de desarrollo en plantas de las variedades de <i>S. tuberosum</i> L.	94
<b>Tabla 4-2.</b> Duración estados fenológicos en las variedades de papa <i>S. tuberosum</i> L. CAP, ESM y SUP.	95
<b>Tabla 4-3.</b> Resultados ANOVA para los parámetros de crecimiento días después de siembra.	98
<b>Tabla 4-4.</b> Días después de siembra (dds) y grados día crecimiento (GDC) correspondientes durante el ciclo de crecimiento de las plantas de papa <i>S. tuberosum</i> L.	98

## Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviaturas y símbolos	Término	Unidad
$\Psi_h$	Potencial hídrico	MPa
T	Temperatura	°C
dS	Decisiemens	dS
g	Gramo	g
$A_h$	Área foliar	cm <sup>2</sup>
ddt	Días después de tratamiento	días
dds	Días después de siembra	días
A	Fotosíntesis neta	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
E	Transpiración	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
gs	Conductancia estomática	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
CH	clorofila	mg*g <sup>-1</sup>
WUEi	Eficiencia en el uso del agua	$\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
Car	Carotenoides	mg*g <sup>-1</sup>
CE	Conductividad eléctrica	%
TTE	Tasa de transporte de electrones	$\mu\text{moles electrones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$F_v/F_m$	Eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II	
NPQ	Disipación no fotoquímica	
qP	Disipación fotoquímica	
Y(II)	Rendimiento cuántico del fotosistema II	
DPV	Déficit de presión de vapor	KPa
HR	Humedad relativa	%
Masa seca	Masa seca	g
MVF	Material vegetal fresco	g
Malodialdehído	Malodialdehído	$\mu\text{mol g}^{-1} \text{ MVF}$
UAE CAT	Catalasa	$\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ proteína}$
UAE POD	Peroxidasa	$\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ proteína}$
Prolina	Prolina	$\mu\text{g g}^{-1} \text{ MVF}$
Contenido de azúcares	Contenido de azúcares	$\mu\text{g mg}^{-1} \text{ MVF}$
Contenido total de proteína	Contenido total de proteína	$\mu\text{g mg}^{-1} \text{ MVF}$
GDC	Grado día crecimiento	°
Radicación solar	Radiación solar	W m <sup>2</sup>



# Introducción

En muchas regiones del mundo, la oferta de recursos hídricos para agricultura es afectada por situaciones circunstanciales propias del cambio climático, el aumento de la población y el desarrollo económico. Cada vez es más frecuente la ocurrencia de eventos meteorológicos que inciden en el régimen de lluvias y ponen en riesgo la biodiversidad vegetal y la oferta alimentaria para la población mundial (Oki y Kanae, 2006; FAO, 2013). El cambio climático ha alterado gradualmente las condiciones atmosféricas de humedad y precipitación por efecto del aumento de temperatura (Mall *et al.*, 2006; Arnell, 2004; Hitzand y Smith, 2004). El cambio climático también ha incidido negativamente en los patrones de precipitación (en intensidad y variabilidad) (Dore, 2005), la cual de acuerdo a los modelos de circulación general de la atmósfera, predicen que esta puede aumentar en regiones de las altas latitudes (15.7%) y disminuir en regiones de bajas y medias latitudes (OTA, 1993; Mal *et al.*, 2006). Así mismo, el aumento en la temperatura global tiene un efecto negativo en los caudales fluviales y la disponibilidad de los recursos hídricos del planeta (Oki y Kanae, 2006), debido a que en la superficie terrestre el agua se evapora a una velocidad promedio de 3 mL d<sup>-1</sup> (Oki y Kanae, 2006). Este escenario plantea que en el futuro el cambio climático acentuará la condición de sequía en ciertas regiones del planeta, que en la actualidad ya es grave, considerando que un tercio de la población mundial vive en regiones en las que el agua es escasa y se constituye como uno de los principales factores abióticos que limitan la agricultura (Dore, 2005; OTA, 1993).

La planta de papa es muy sensible al estrés hídrico debido a que desarrolla una raíz esparcida y superficial (Liu *et al.*, 2006; Lahlou *et al.*, 2003; Ierna y Mauricale, 2006; Amhadi *et al.*, 2010). Se reconocen diferencias en el nivel de tolerancia entre especies silvestres y cultivares. Monneveux *et al.* (2013) proponen que las variedades modernas de *S. tuberosum* L. son susceptibles al estrés por sequía comparadas con las variedades silvestres que presentan mejor nivel de adaptación a estas condiciones. Arvin y Donnelly (2008) coinciden en afirmar que las especies silvestres poseen mayor nivel de tolerancia a estrés comparadas con ciertos cultivares evaluados. Las especies cultivadas carecen de caracteres fenotípicos deseables que son encontrados en los genotipos silvestres; es decir que las especies silvestres son el reservorio potencial de genes que pueden ser transferidos a las especies cultivadas (Kikuchi *et al.*, 2015). Por ello, el análisis de los efectos y respuesta de la plantas a estrés hídrico y la identificación de los rasgos de tolerancia es información básica, que se puede aprovechar en programas de mejoramiento genético tradicional para incrementar la productividad y la tolerancia a enfermedades y a estrés abiótico de cultivares de interés.

Se reporta que el crecimiento y rendimiento del cultivares de papa puede ser reducido por el déficit hídrico (Liu *et al.*, 2006; Lahlou *et al.*, 2003; Ierna y Mauricale, 2006; Amhadi

*et al.*, 2010; Tourneux *et al.*, 2003; Bonilla, 2009). La disponibilidad total de agua en el suelo no puede ser reducida más del 30% para alcanzar óptimos rendimientos (Van-Loon, 1981; Darwish *et al.*, 2006; Tourneux *et al.*, 2003<sup>a</sup>; Tourneux *et al.*, 2003<sup>b</sup>). El suministro adecuado de agua es determinante desde el inicio de la tuberización hasta que la planta alcanza la madurez fisiológica para obtener altos rendimientos de excelente calidad (Haverkort *et al.*, 1990; Sermet *et al.*, 2005; Tourneux *et al.*, 2003<sup>a</sup>; Tourneux *et al.*, 2003<sup>b</sup>).

Derivado de este contexto y de acuerdo a la importancia económica del cultivo de papa en la seguridad alimentaria, varios grupos de investigación han realizado estudios relacionados con la sensibilidad y tolerancia de diferentes variedades de *Solanum tuberosum* L. sometidas a la condición de sequía (Coleman, 2008; Ierna y Mauricale, 2006; Boguszevska *et al.*, 2010; Tourneux *et al.*, 2003). De esta manera, entre los países que reportan estudios acerca del efecto del déficit hídrico sobre plantas de papa, se cuentan: Egipto (Badr, 2010), Iran (Hassanpanah, 2010), la India (Basu *et al.*, 1998), Polonia (Boguszevska *et al.*, 2010), Canadá (Coleman, 2008), Eslovenia (Germ *et al.*, 2007), Holanda (Haverkort *et al.*, 1990; Anithakumari, 2011), Turquía (Onder *et al.*, 2005), Italia (Ierna y Mauricale, 2006), Grecia (Karafyllidis *et al.*, 1996), Marruecos (Lahlou *et al.*, 2003), Dinamarca (Liu *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2006), España (Fabeiro *et al.*, 2001), Estados Unidos (Vasquez-Robinet *et al.*, 2008), Perú (Martínez y Moreno, 1992; Ramírez *et al.*, 2014; Rolando *et al.*, 2015; Teixeira y Pereira, 2007), Bolivia (Tourneux *et al.*, 2003) y Ecuador (Bonilla, 2009), entre otros.

Las investigaciones realizadas en estos países se han centrado en analizar los efectos del déficit hídrico sobre variedades de papa *S. tuberosum* L. de interés comercial, e igualmente en identificar los mecanismos de tolerancia relacionados con respuestas de escape, evitación y recuperación. Examinando los componentes de cada proceso específico, mediante el análisis de la respuesta de parámetros fisiológicos (Basu *et al.*, 1998; Germ *et al.*, 2007; Coleman, 2008; Boguszevska *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2014; Rolando *et al.*, 2015; Cabello *et al.*, 2015) como la fotosíntesis, la resistencia estomática, la transpiración, el potencial hídrico foliar, el contenido relativo de agua, la eficiencia en el uso del agua intrínseca y parámetros relacionados con fluorescencia de la clorofila como la  $F_v/F_m$ . De igual forma, se ha evaluado la respuesta de parámetros morfológicos y agronómicos (Martínez y Moreno, 1992; Basu *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2006; Badr, 2010; Boguszevska *et al.*, 2010) relacionados con la producción de materia seca por órganos y total, la partición de asimilados en los órganos vegetativos y el rendimiento de tubérculos que son afectados por la restricción hídrica (Haverkort *et al.*, 1990; Karafyllidis *et al.*, 1996; Fabeiro *et al.*, 2001; Tourneux *et al.*, 2003; Lahlou *et al.*, 2003; Onder *et al.*, 2005; Coleman, 2008; Ierna y Mauricale, 2006; Liu *et al.*, 2006; Ramírez *et al.*, 2014). En adición, son muy escasos los estudios relacionados con las respuestas a nivel de parámetros bioquímicos (Martínez y Moreno, 1992; Teixeira y Pereira, 2007; Boguszevska *et al.*, 2010; Rolando *et al.*, 2015) asociados con compuestos de ajuste osmótico y enzimas y compuestos antioxidantes como mecanismos de tolerancia a déficit hídrico. De los estudios revisados, los reportados por Wang *et al.*, (2007) y Kawakami *et al.* (2006) coinciden en proponer que las plantas de papa son susceptibles a  $\Psi_s$  menores a -25 KPa y que valores cercanos a -45 KPa generan estrés hídrico; así mismo, Vos y Haverkort (2007) y Jensen *et al.* (2010) y Rolando *et al.* (2015) reportan como el punto de marchitez permanente del suelo para plantas de papa el potencial hídrico foliar de -1.6 MPa.

El conocimiento acerca del comportamiento de los parámetros de interés discutidos puede ser utilizado para entender los mecanismos fisiológicos de respuesta que permiten a las variedades colombianas andinas de *S. tuberosum* L. tolerar el déficit hídrico. Información que puede ser utilizada en programas de fitomejoramiento de papa, como parámetros indicadores de los efectos de la sequía. Debido a los múltiples procesos involucrados en la tolerancia a sequía y la interacción de estos con factores ambientales, la respuesta de las plantas de papa frente a la sequía es un tema complejo que debe ser dilucidado.

En Colombia y otros países de América del Sur, *S. tuberosum* L. es cultivada en zonas altas de topografía montañosa, con aplicación de riego deficitario, debido a que menos del 7% área cultivada con papa posee posibilidades de riego (FEDEPAPA, 2014). Sumado a esto, cuando las precipitaciones son muy variables, especialmente en épocas secas, la producción de los cultivos de papa también, es limitada frecuentemente por la condición de déficit hídrico. Bajo este contexto, la alternativa a proponer para dar solución a esta problemática de los cultivos de papa de regiones de Latinoamérica, es la implementación de sistemas de riego, sin embargo, los costos hacen que estos sistemas no sean sustentables. Por ello, como condición derivada de esta situación, es común que los cultivos de papa se vean sometidos a sequía.

Varios grupos de investigación de países latinoamericanos han realizado estudios relacionadas con el efecto del déficit hídrico en variedades de *S. tuberosum* L.; destacando la respuesta y comportamiento de parámetros como: el potencial hídrico foliar (Martínez y Moreno, 1992), el contenido relativo de agua (Ramírez *et al.*, 2014), la concentración de clorofila (Teixeira y Pereira, 2007; Ramírez *et al.*, 2014; Rolando *et al.*, 2015), la fotosíntesis (Martínez y Moreno, 1992), la conductancia estomática (Martínez y Moreno, 1992), la eficiencia en el uso de agua (Ancasi *et al.*, 2012), el contenido de prolina (Martínez y Moreno, 1992) el crecimiento (Martínez y Moreno, 1992; Tourneux *et al.*, 2003; Bonilla, 2009; Ancasi *et al.*, 2012) y el rendimiento (Martínez y Moreno, 1992; Tourneux *et al.*, 2003; Bonilla, 2009; Ancasi *et al.*, 2012; Ramírez *et al.*, 2014).

Se han reportado diferencias en el nivel de tolerancia entre variedades silvestres y cultivares. Monneveux *et al.* (2013) proponen que las variedades modernas de *S. tuberosum* L. son susceptibles al estrés por sequía comparadas con las variedades silvestres que son mejor adaptadas a este estrés. Así mismo, Arvin y Donnelly (2008) plantean mayor nivel de tolerancia a estrés en algunas especies silvestres comparada con ciertos cultivares evaluados. Los programas de mejoramiento tradicional de cultivos enfocan sus esfuerzos en incrementar la productividad y la resistencia a enfermedades de cultivares; así como a tolerancia a estrés abiótico. De esta manera, los genes de tolerancia de las variedades silvestres pueden ser fuente de resistencia. Sin embargo, actualmente es escasa la información acerca de la tolerancia a la sequía de las variedades de papa silvestres.

Sin embargo, actualmente no se reportan estudios sobre el efecto del déficit hídrico en las variedades de papa de interés comercial para Colombia, ni acerca de la respuesta de estas a este tipo de estrés. Estos estudios son importantes debido a que aportan información que posteriormente pueda ser utilizada para reconocer por anticipado la ocurrencia de déficit hídrico en el cultivo, mediante el comportamiento de parámetros específicos de la planta; para así aplicar prácticas de manejo adecuado de riego que permitan prevenir y mitigar el impacto negativo de este estrés en los cultivos de papa en las zonas de producción.

Bajo el contexto presentado, el presente estudio tuvo como objetivo determinar el comportamiento morfo-fisiológico, bioquímico y anivel de fenologia de plantas de tres variedades colombianas de interés comercial sometidas a un período corto de déficit hídrico de 4-6 días y recuperación.

Es importante, reconocer y aprovechar las potencialidades de los genotipos colombianos como fuente de genes de tolerancia a estrés hídrico, considerando que para las variedades de papa cultivadas en regiones colombianas se desconoce dicha información. Igualmente, este trabajo aporta información fundamental acerca de la caracterización de la respuesta de plantas de tres variedades colombianas frente a la condición de déficit hídrico.

Este documento se presenta en capítulos organizados de la siguiente manera: en el primer capítulo, se aporta la fundamentación teórica, como un contexto en el cual se ubica el tema objeto de estudio de esta investigación mediante la revisión de conceptos y marco teórico básico que enmarca la problemática del estudio. En el segundo capítulo, se presentan las curvas de la dinámica diurna de la fotosíntesis neta, la conductancia estomática y la transpiración; así como las curvas de respuesta fotosintética a la luz (A vs. DFF) de las tres variedades de papa (*S. tuberosum* L.); e igualmente, se exponen resultados acerca de los efectos del déficit hídrico por suspensión de riego y la recuperación sobre parámetros de la eficiencia fotosintética, el estado hídrico, la temperatura de la hoja, el crecimiento y rendimiento potencial para las tres variedades de papa. En el tercer capítulo, se presentan resultados que aportan nueva evidencia acerca de los mecanismos de tolerancia a déficit hídrico relacionados con el sistema antioxidante y de ajuste osmótico y la estabilidad de las membranas, no caracterizados en ninguna investigación en variedades de papa colombianas, resultados que pueden ser la base para el desarrollo de nuevas y mejoradas variedades de papa con tolerancia a sequía.

En el cuarto capítulo, se presenta la descripción de los estados fenológicos principales relacionados con la acumulación de grados día crecimiento (GDC) requeridos para alcanzar cada estado fenológico en las tres variedades de papa colombianas sometidas a un periodo corto de déficit hídrico y recuperación al inicio de la inducción de la tuberización. En el capítulo cinco, se presenta la discusión general en la que se interrelacionan los resultados relevantes de cada capítulo, basándose en las relaciones fundamentales entre los efectos del déficit hídrico y los mecanismos de tolerancia a este estrés que mostraron las tres variedades de *S. tuberosum* L. Finalmente, se presentan las conclusiones generales. Como otro resultado derivado de este trabajo se propone un modelo conceptual explicativo que compila las respuestas de las plantas de papa frente a déficit hídrico. Igualmente, se establecen directrices para futuras investigaciones.

De forma complementaria, los resultados obtenidos mediante el abordaje de los capítulos 2, 3 y 4 de resultados y la discusión general aumenta el conocimiento acerca de los mecanismos implicados en la tolerancia a la sequía en *S. tuberosum* L. También aporta nuevas estrategias metodológicas que contribuyen para caracterizar y diferenciar los genotipos de acuerdo a tolerancia y sensibilidad a estrés, utilizando parámetros distintos a crecimiento y rendimiento.

En adición, los resultados obtenidos amplían la comprensión y entendimiento de los mecanismos bioquímicos y fisiológicos implicados en la tolerancia a déficit hídrico que



pusieron en marcha las tres variedades de *S. tuberosum* L. colombianas. Se aporta información fundamental para que los programas de mejoramiento vegetal desarrollen genotipos tolerantes a sequía. Esta investigación se enmarca en los estudios fisiológicos y utiliza herramientas bioquímicas para indagar acerca de las respuestas que se inducen en las plantas de papa de tres variedades colombianas en respuesta a déficit hídrico e igualmente contribuye con nuevo conocimiento, el cual es básico para fortalecer la comprensión acerca de las rutas metabólicas y fisiológicas que se inducen en las variedades de *S. tuberosum* L. en respuesta a déficit hídrico que sirvan de soporte conceptual y metodológico para generar estrategias de manejo de los cultivos de papa en Colombia.



# 1. Marco teórico

## 1.1 El estrés como un factor limitante del crecimiento y desarrollo de las plantas

El estrés vegetal es definido como una condición biótica ó ambiental a la que está sometida la planta, que dependiendo de su duración e intensidad genera reducción en la tasa metabólica ó de crecimiento vegetal (Larcher, 2003; Levit, 1980). Son múltiples los agentes del entorno que actúan como fuentes de estrés. Entre los factores abióticos y bióticos que generan estrés vegetal se reconocen: la alta radiación, las altas y bajas temperaturas, el déficit hídrico, la deficiencia de minerales, los períodos de lluvia prolongados, los insectos, los virus, los hongos y las bacterias (Larcher, 2003; Reigosa *et al.*, 2003). Así mismo, el estrés vegetal también puede ser causado por factores de origen antropogénico como: los pesticidas, los herbicidas, los fungicidas, los contaminantes del aire ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_x$ ), el ozono ( $\text{O}_3$ ), los fotooxidantes, la lluvia ácida, el humo ácido, el rocío ácido, el pH ácido del suelo y agua, la salinidad, el exceso de minerales, la acumulación de metales pesados, la alta concentración de  $\text{NH}_4^+$ , la radiación UV, la alta concentración de  $\text{CO}_2$  y el cambio climático (Larcher, 2003; Reigosa *et al.*, 2003).

Así mismo, la respuesta de la planta a estrés comprende cuatro etapas características; en la etapa de alarma, se activan mecanismos moleculares de acomodación y ajuste del metabolismo celular para hacer frente al estrés. En la etapa de resistencia, se inducen mecanismos moleculares que permiten a la planta alcanzar un estado fisiológico óptimo en las condiciones de estrés. Si la condición que genera el estrés se prolonga, la planta ingresa en la etapa de agotamiento, en la que la capacidad de resistencia de la planta frente al estrés se agota y la planta puede morir. Cuando el estrés desaparece, la planta ingresa en la etapa de regeneración, como resultado de ocurrencia de las funciones fisiológicas óptimas (Larcher, 2003; Reigosa *et al.*, 2003; Azcon-Bieto y Talón, 2008).

Igualmente, las plantas responden a la condición de estrés a través de mecanismos de escape y tolerancia (Wang *et al.*, 2003; Azcon-Bieto y Talón, 2008). Las respuestas de escape, involucran modificaciones que conllevan a cambios en la duración del ciclo biológico de la planta de forma que el ciclo se ajuste a las condiciones medio-ambientales; en la época de condiciones favorables, ocurre la fase más activa del ciclo; mientras en la época de estrés, la planta se mantiene como formas de resistencia con actividad biológica mínima.

Por otro lado, las respuestas de tolerancia, son el conjunto de modificaciones fisiológicas y bioquímicas que permiten mantener el estado celular en homeostasis. En esta caso, la condición de estrés puede penetrar en el interior de la planta, pero sin afectar el funcionamiento de la planta (Wang *et al.*, 2003; Azcon-Bieto y Talón, 2008).

## 1.2 El agua como factor limitante en la agricultura

Actualmente, la oferta de recursos hídricos para la agricultura está en riesgo, por la ocurrencia de situaciones circunstanciales propias del cambio climático (Oki y Kanae, 2006). Según reportes de la FAO (2013), en el año 2025, 3200 millones de personas vivirán en regiones del mundo en las que se presenta déficit hídrico severo. Adicional a esta situación, la demanda y el suministro de agua para riego aumenta paulatinamente, condición que es influenciada no sólo por la alteración de los regímenes hidrológicos (a través de cambios en la precipitación, evaporación potencial y escorrentía en las cuencas de los ríos) (Arnell, 2004; Hitzand y Smith, 2004; Rosenzweig *et al.*, 2004; Oki y Kanae, 2006), sino también por el aumento en la contaminación de los suelos, por efecto de las altas concentraciones de sodio, calcio, cloro y otros iones. La salinidad de los suelos también afecta el crecimiento y la productividad de los cultivos, debido a que causa reducción en el potencial hídrico del suelo y por lo tanto también reduce la disponibilidad de agua para las plantas (Leidi y Pardo, 2002).

En la actualidad, la agricultura de regadío abarca una quinta parte de las tierras cultivables y genera casi el 50 % de los cultivos producidos, sin embargo, es cada vez mayor el número de países que afrontan el problema del déficit hídrico (Oki y Kanae, 2006).

El estrés por déficit hídrico es definido como la escasez de agua en el suelo, que se relaciona con la reducción del potencial hídrico como consecuencia de las bajas precipitaciones, la distribución irregular de las lluvias, la aplicación insuficiente de riego, las altas ó bajas temperaturas y el exceso de sales minerales. La condición de déficit hídrico determina que la planta no pueda absorber agua debido a que en el suelo, la demanda de agua sobrepasa a la oferta (Moreno, 2009). En un cultivo ó comunidad vegetal, el déficit hídrico en el suelo se presenta cuando la tasa de transpiración excede la absorción de agua por parte de las plantas (Nilsen y Orcutt, 1996).

Aunque, las respuestas que expresan las plantas frente a la condición de sequía, dependen de la especie, el tipo de planta, la edad de la planta y la duración y severidad del estrés (Kramer *et al.*, 1983; Hanson, 1982); casi todas las plantas son afectadas por la condición de déficit hídrico. Se plantea que en las plantas mesófitas (aquellas que requieren un suministro adecuado de agua), el déficit hídrico en el suelo determina respuestas a nivel fenológico, morfológico, fisiológico y metabólico. Entre los efectos más generalizados del estrés hídrico se incluyen: reducción en la longitud la planta, reducción en la expansión foliar, incremento en el crecimiento del sistema radical y reducción en el rendimiento (Kramer *et al.*, 1983; Hanson, 1982)

La restricción hídrica limita la producción agrícola debido a que el agua comprende entre el 80% a 90% de la biomasa de los tejidos vegetales (Andreev, 2001) y cumple funciones a nivel estructural, bioquímico, termorregulador y transportador (Larcher, 2003; Zyalalov, 2004; Andreev, 2001). El uso eficiente de agua por parte de las plantas favorece el balance energético de la hoja, debido a que el agua evaporada desde las células del mesófilo enfría las superficies foliares (Larcher, 2003; Zyalalov, 2004). La corriente transpiratoria también soporta el transporte de nutrientes inorgánicos procedentes del suelo y el transporte de solutos orgánicos, aminoácidos y fitohormonas desde la raíz a los órganos aéreos, aunque se destaca que el transporte por el xilema

también ocurre en ausencia de transpiración (Larcher, 2003; Zyalalov, 2004; Canny, 2001; Andreev, 2001; Shi-wei *et al.*, 2006).

El agua participa en la nutrición mineral de las plantas, esta es absorbida por ósmosis a través de las raíces de las plantas; como agua de hidratación en la solución de suelo, permanece unida a iones inorgánicos y determina la disponibilidad de los nutrientes minerales, a través del movimiento y flujo masivo de iones inorgánicos a través de los tejidos de la raíz (Zyalalov, 2004; Molz y Boyer, 1978; Nonami y Boyer, 1990). Además, el agua es esencial para el crecimiento vegetal, ya sea por elongación o por división celular. En condiciones de alta concentración de solutos en el citosol, las células absorben agua del entorno para asegurar el crecimiento celular. Cuando las células pierden agua, no llevan a cabo la elongación, si esto ocurre por periodos largos de tiempo, la planta se deshidrata y muere (Zyalalov, 2004).

Las acuaporina (AQP) tienen una función en el mantenimiento de las relaciones hídricas en la planta (Chaumont y Tyerman, 2014) así como en la tolerancia al estrés por sequía como se ha reportado en *Solanum tuberosum* L, *Lycopersicum esculentum* Mill y *Nicotiana tabacum* L (Wang-Ze *et al.*, 2009; Uehlein *et al.*, 2003). Recientes evidencias soportan el papel de las AQP en el mantenimiento de las relaciones hídricas y su función en la tolerancia al estrés por sequía (Javot *et al.*, 2003; Bartels y Ramanjulu, 2005; Uehlein *et al.*, 2003; Maurel *et al.*, 2002; Smith-Espinosa *et al.*, 2003, Sánchez, 2003). Las Acuaporinas presentes en el tonoplasto y en la membrana celular presentan mayor expresión principalmente en tejidos de la raíz y de las hojas (Besse *et al.*, 2011; Heinen y Chaumont, 2009). Las Acuaporinas se expresan preferencialmente durante la elongación celular, cuando el equilibrio eficiente del agua entre células vecinas en tejidos en expansión puede ser requerido para facilitar el suministro de agua desde los tejidos vasculares y permitir el crecimiento inducido a favor de gradientes de potencial hídrico (Wang-Ze *et al.*, 2009). Se ha determinado que las Acuaporinas desempeñan un papel importante en la rehidratación de las células vegetales de plantas de tomate y tabaco sometidas a estrés por déficit hídrico (Wang-Ze *et al.*, 2009). Además, los tipos celulares que corresponden a puntos de convergencia para el flujo radial de agua parecen tener mayor número de acuaporinas, particularmente en el caso de las células de la epidermis, de la endodermis y de las células que rodean los vasos de xilema. Una membrana con abundancia de AQP puede ser necesaria para facilitar el flujo intenso de agua a través de estas células. Aquéllas pueden representar puntos críticos en los que puede ejercerse un control eficiente del suministro de agua (Javot y Maurel, 2002; Bartels y Ramanjulu, 2005; Smith-Espinosa *et al.*, 2003; Tyerman *et al.*, 2002; Hill *et al.*, 2004).

### 1.3 Efectos del déficit hídrico en las plantas

El déficit hídrico tiene efectos a nivel celular, de la planta completa y del cultivo. A nivel celular, el déficit hídrico se manifiesta como estrés osmótico y resulta en la alteración de la homeostasis y distribución de iones en los compartimentos celulares. El déficit hídrico, es acompañado por producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), las cuales generan desnaturalización de proteínas (Mittler, 2002; Masoumi *et al.*, 2010; Noctor *et al.*, 2014). Aunque, las plantas superiores producen especies reactivas de oxígeno durante los procesos asociados con el crecimiento y desarrollo vegetal, las condiciones de déficit hídrico provocan un incremento del estrés oxidativo, el cual implica efectos negativos debido a que estos radicales actúan oxidando compuestos esenciales del metabolismo

celular, que en muchos casos son importantes para hacer los ajustes adecuados para la expresión de genes en respuesta a estímulos ambientales (Noctor *et al.*, 2014 ).

A nivel de planta, el déficit hídrico causa reducción en el crecimiento por inhibición de procesos fisiológicos y bioquímicos como la fotosíntesis neta, la respiración, la translocación, el suministro y metabolismo de iones. Así mismo, bajo condiciones de déficit hídrico se presenta modificación de la relación raíz/parte aérea, abscisión de hojas y frutos, cierre estomático, reducción en el intercambio gaseoso, entre otros. A nivel de cultivo, el déficit hídrico genera reducción en el crecimiento y productividad (Sermet *et al.*, 2005).

### 1.3.1 Efectos a nivel fisiológico y las relaciones hídricas

El déficit hídrico tiene importantes efectos sobre la fisiología de las plantas principalmente sobre los procesos de fotosíntesis, fotorrespiración y respiración. El estrés por déficit hídrico genera disminución del potencial hídrico en la planta, lo que induce el incremento en la concentración de ABA y el cierre estomático como respuesta temprana para reducir la pérdida de agua por transpiración (Bray, 1998; Munne-Bosch *et al.*, 2009; Kulkarni y Phalke, 2009; Wang, 2001; Macková *et al.*, 2013; Brodrib *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2010). Aunque, el cierre estomático, permite a la planta mantener el balance hídrico adecuado para el metabolismo celular, también reduce la fijación del CO<sub>2</sub>; por consiguiente, la fotosíntesis es reducida y de forma paralela, el crecimiento se reduce, por baja producción y acumulación de fotoasimilados (Munne-Bosch *et al.*, 2009; Kulkarni y Phalke, 2009; Germ *et al.*, 2007). De forma complementaria, de acuerdo a la sensibilidad y respuesta a déficit hídrico, las especies vegetales se clasifican como isohídricas y anisohídricas (Sade *et al.*, 2008). Las isohídricas, poseen alta sensibilidad en las células guarda para reducir la conductancia estomática ( $g_s$ ) como mecanismo de respuesta para tolerar la sequía, con la consecuencia inevitable de reducción la fijación de CO<sub>2</sub> y en la fotosíntesis (Sade *et al.*, 2008). En contraste con las plantas consideradas anisohídricas, las cuales bajo condiciones de óptima disponibilidad de agua o sequía moderada, mantienen alta la  $g_s$  y la asimilación de CO<sub>2</sub>, siendo más productivas bajo condiciones de sequía; pero con el inevitable riesgo de que el xilema no funcione si la sequía es tan intensa para reducir el potencial hídrico del suelo a valores que puedan generar daño en la conductividad hidráulica del xilema y en algunos casos embolismo (Gallé *et al.*, 2013; Sreenivasulu *et al.*, 2012; McDowell *et al.*, 2008; Sade *et al.*, 2008).

Un parámetro frecuentemente reconocido como determinante del rendimiento y productividad de los cultivos es la eficiencia en el uso del agua (WUE), el cual es propuesto como un parámetro indicador de resistencia a sequía (Blum, 2009; Hu *et al.*, 2006). La WUEe extrínseca ha sido definida como la relación entre la fotosíntesis neta A ( $\mu$ moles de CO<sub>2</sub> fijado) y la transpiración E (mmol de H<sub>2</sub>O) (Boutra *et al.*, 2010; Nackley *et al.*, 2010; Kinmonth-Schultz *et al.*, 2011); es decir la cantidad de agua que es transpirada por unidad de CO<sub>2</sub> fijado y reducido para producción de biomasa vegetal; mientras la WUEi intrínseca, relaciona la fotosíntesis neta con conductancia estomática. La WUEi es un indicador de tolerancia a sequía (Blum, 2009; Hu *et al.*, 2006, Boutra *et al.*, 2010; Nackley *et al.*, 2010; Kinmonth-Schultz *et al.*, 2011); que expresa la capacidad de absorción de la humedad del suelo con incremento en la difusión de CO<sub>2</sub> al interior del mesófilo (Blum, 2009; Boutra *et al.*, 2010; Hu *et al.*, 2006). Se propone que las plantas

que desarrollen mecanismos para maximizar la capacidad para absorción del agua del suelo y mantener más alto WUE reduciendo al máximo la pérdida de agua por transpiración, así mismo incrementando la difusión de  $\text{CO}_2$  hacia los cloroplastos del mesófilo para no afectar la fotosíntesis neta, pueden ser consideradas tolerantes a sequía (Blum, 2009; Boutra *et al.*, 2010). La alta WUE favorece que la planta crezca en condiciones de déficit hídrico, como atributo importante para mejorar su capacidad de sobrevivencia en ambientes estresantes asegurando la reproducción exitosa (Blum, 2009; Boutra *et al.*, 2010; Hu *et al.*, 2006). Nackley *et al.*, (2104) proponen que el aumento de la concentración de  $\text{CO}_2$  puede disminuir la conductancia estomática e incrementar la eficiencia en la carboxilación determinando un incremento en WUE y de forma paralela que la respuesta fisiológica de las plantas a alto  $\text{CO}_2$  puede atenuar el efecto del estrés asociado con sequía. Igualmente, cuando una especie vegetal posee la capacidad de hacer un balance para maximizar el suministro de  $\text{CO}_2$  para fotosíntesis neta y reducir al máximo la pérdida de  $\text{H}_2\text{O}$  por transpiración se considera resistente a sequía (Blum, 2009; Hu *et al.*, 2006). En plantas  $\text{C}_3$ , la WUE bajo condiciones de óptima hidratación es de 0.002; es decir que por cada molécula de  $\text{CO}_2$  fijado para las reacciones del ciclo de Calvin-Benson se pierden por transpiración 500 moléculas de  $\text{H}_2\text{O}$  (Larcher, 2003; Taiz y Zeiger, 2010).

En situaciones de estrés hídrico severo, paralelamente a la limitación estomática de la fotosíntesis neta, también se han reportado limitaciones de tipo no estomático relacionadas con daño en la estructura de los cloroplastos y el aparato fotosintético (Coleman, 2008, Sanda *et al.*, 201, Noctor *et al.*, 2014) que conducen a la reducción en el flujo de electrones en el fotosistema II (Casierra-Posada, 2007; Reddy *et al.*, 2004; Flexas *et al.*, 2002). La disminución en la fotosíntesis bajo restricción hídrica también se ha asociado con la reducción en la concentración de clorofilas (Deeba *et al.*, 2012, Mafakheri *et al.*, 2011, Ghobadi *et al.*, 2013); respuesta respuesta que ha sido evaluada en plantas de algodón (Deeba *et al.*, 2012), Jatropha (Silva *et al.*, 2012), girasol (Ghobadi *et al.*, 2013) y olivo (Pierantozzi *et al.*, 2013). Esta disminución en la concentración de clorofilas se asocia con dos factores: - el primero es la producción del singlete de oxígeno, el cual degrada la clorofila y el segundo se relaciona con el incremento de la actividad de la enzima clorofilasa (Eckardt, 2009), la cual degrada a la clorofila.

Las limitaciones de tipo no estomático disminuyen la eficiencia en la transferencia de electrones, causando una disminución en la producción de NADPH y ATP, compuestos requeridos en el ciclo de Calvin (Garg *et al.*, 2002, Kim *et al.*, 2005, Li *et al.*, 2006, Munné-Boscha *et al.*, 2009). La curva de inducción de la fluorescencia (acorde con la cinética de Kautsky), permite analizar entender y los cambios en la fluorescencia cuando se iluminan hojas pre-acondicionadas a oscuridad; estos cambios están correlacionados con la asimilación de carbono y la tasa de fotosíntesis en plantas (Gonzales *et al.*, 2008; Baker, 2008; Maxel y Johnson, 2000). En hojas sometidas a oscuridad, la quinona A se encuentra completamente oxidada y el centro de reacción se encuentra abierto, se registra la fluorescencia mínima ( $F_0$ ) (González *et al.*, 2008 y Maxel y Johnson, 2000; Baker, 2008). Cuando una hoja es expuesta a un pulso de luz actínica a alta densidad de flujo fotónico fotosintético, la quinona A y la plastoquinona pueden ser reducidas al máximo, y el centro de reacción se encuentra cerrado; se registra la fluorescencia máxima ( $F_m$ ). Así mismo, la diferencia entre la  $F_m - F_0$  es la fluorescencia variable ( $F_v$ ).  $F_v/F_m$  permite estimar la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (González *et al.*, 2008; Maxel y Johnson, 2000). Por ello, los patrones de cambio en parámetros de la fluorescencia de la clorofila como la eficiencia fotoquímica

del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ), el rendimiento cuántico fotoquímico del PSII ( $Y(II)$ ), la tasa de transferencia de electrones (ETR), la captura de luz (qP) y la disipación no fotoquímica (NPQ) han sido reportados como indicadores de sensibilidad para medir el efecto del estrés hídrico sobre el aparato fotosintético independiente del comportamiento estomático (Maxel y Johnson, 2000; Gonzales *et al.*, 2008, Zegada y Monti, 2103). La  $F_v/F_m$  es un parámetro que refleja la eficiencia máxima de excitación del PSII por captura de energía cuando los centros de reacción del PSII se encuentran abiertos (oxidados); por consiguiente, la reducción de  $F_v/F_m$  es considerado como un indicador de daño del PSII y baja regulación de la fotosíntesis ó fotoinhibición, que puede ser utilizados en estudios para calcular la tasa de transporte de electrones no cíclico. La reducción en  $F_v/F_m$  refleja menor eficiencia de excitación del PSII (González *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2006 y Maxel y Johnson, 2000) y se relaciona estrechamente con menor qP cuando los centros de reacción del PSII se encuentran cerrados (reducidos) (González *et al.*, 2008 y Maxel y Johnson, 2000, Zlatev y Yordanov, 2004). Bajo condiciones ambientales óptimas se reportado  $F_v/F_m$  de 0,83 (González *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2006 y Maxel y Johnson, 2000); sin embargo, el déficit hídrico severo en plantas induce reducción entre 0.82 a 0.65 (Xu *et al.*, 2010). Basu *et al.*, (1998) exponen que un incremento en la fluorescencia mínima ( $F_o$ ) y una reducción en fluorescencia máxima ( $F_m$ ) en las plantas sometidas a déficit hídrico determinan la reducción en  $F_v/F_m$ , que también es explicada por la baja tasa de transferencia de electrones para fotosíntesis.  $F_v/F_m$  esta correlacionado con el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Kao y Forseth, 1992; Li *et al.*, 2006) y puede ser usado como indicador de daño al PSII en condiciones de estrés severo. Las condiciones de sequía pueden inducir reducción en  $F_v/F_m$  por re-oxidación de la quinona A y baja regulación del fotosistema II, lo que a la vez reduce la transferencia de electrones y genera disturbios en el ciclo de Calvin (Zlatev y Yordanov, 2004). Zlatev y Yordanov (2004) indican que el daño al PSII bajo sequia ocurre por fotoinactivación del PSII asociada con la degradación de la proteína D1 (Huseynova *et al.*, 2007) que pueden reducirse por reparación del PSII mediante la síntesis de la proteína D1 (Huseynova *et al.*, (2007). Así mismo, se estudian los cambios en otros parámetros para analizar el efecto del estrés ambiental sobre la fotoquímica del fotosistema II en organismos fotosintéticos. Por ejemplo, la disipación “quenching” fotoquímico (qP) indica el decaimiento de la fluorescencia y estima la proporción de centros de reacción del PSII que están transportando electrones; por consiguiente la reducción en qP indica reducción en la tasa de consumo de ATP producido en el transporte de electrones no cíclico (Taiz y Zeiger 2010). Así mismo, el “quenching” no fotoquímico (NPQ) indica la cantidad de energía que es disipada como calor; por ello, su incremento por sequía se asocia con la protección del aparato fotosintético a partir del ciclo de la zeaxantina, anteraxantina y violaxantina (Cazzonelli, 2011, Jones, 2013, Havaux y Niyogi, 1999). Adicionalmente, el rendimiento cuántico fotoquímico del PSII ( $Y(II)$ ) permite registrar la eficiencia fotoquímica de las antenas colectoras de luz (LCH) para atrapar luz, por consiguiente la reducción en  $Y(II)$  indica reducción en la captura luz por sobre reducción de centros de reacción del PSII (González *et al.*, 2008 y Maxel y Johnson, 2000, Zlatev y Yordanov, 2004).

De forma paralela a la reducción en la fotosíntesis, el déficit hídrico reduce la respiración, aunque en menor grado. En plantas bien irrigadas, la respiración puede estar entre el 50 y el 70%, mientras bajo sequia se puede incrementar (Atkin y Macherel, 2009). Las ROS producidas en plantas sometidas a sequía pueden dañar componentes de la membrana mitocondrial (Ribas-Carbo *et al.*, 2005; Germ *et al.*, 2007) y con esto, reducir la tasa de síntesis de ATP (Flexas *et al.*, 2004; Ribas-Carbo *et al.*, 2005). La disminución en la



respiración en plantas sometidas a déficit hídrico está relacionada con daños en la estructura de la mitocondria cuando el estrés es severo (Germ *et al.*, 2007). En adición, Ribas-Carbo *et al.* (2005) proponen que bajo sequía, los cambios en la actividad de dos enzimas que actúan al final de la cadena respiratoria de transporte de electrones (reducción en la citocromo oxidasa concomitante con el incremento en la citocromo alternativa) pueden ser explicado por la activación de la ruta de la citocromo alternativa, que compite por electrones con la citocromo oxidasa; aunque también puede deberse a inhibición de la vía de la citocromo oxidasa, que podría inducir a incrementar el estado redox de la ubiquinona, de forma que esta sea capaz de donar electrones a la citocromo alternativa. Adicionalmente, bajo déficit hídrico la respiración también puede ser limitada por baja disponibilidad de sustratos respiratorios aportados en la fotosíntesis. Así mismo, se pueden presentar modificaciones en la asignación de compuestos involucrados en el ajuste osmótico para tolerar la sequía (Atkin y Macherel, 2009). Otro factor que afecta la respiración se relaciona con la reducción en la síntesis de ATP, la cual se requiere en hojas completamente expandidas para sintetizar sacarosa indispensable para el metabolismo de carbohidratos (Atkin y Macherel, 2009).

Otro proceso afectado en las plantas por la condición de déficit hídrico, es la fotorrespiración. Cuando el contenido relativo de agua (CRA) en los tejidos de la hoja es alto por adecuada irrigación, los electrones son utilizados para asimilación del CO<sub>2</sub>; sin embargo, bajo condiciones de déficit hídrico, la transferencia de electrones se reduce por bajo CRA a g<sub>s</sub> inferiores a 0.10-0.15 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Flexas *et al.*, 2002); por consiguiente, se reduce la utilización de electrones para asimilación de CO<sub>2</sub>. Consecuentemente los destinos alternativos para los electrones a baja asimilación de CO<sub>2</sub> (por baja g<sub>s</sub>) y alta concentración de O<sub>2</sub> son la fotorrespiración y la reacción de Mehler (Noctor *et al.*, 2014). Como condición derivada del cierre estomático, la restricción en la entrada de CO<sub>2</sub> reduce la concentración intercelular de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) en el mesófilo foliar, lo que así mismo reduce la fotosíntesis (Lawlor y Cornic, 2002); sin que la regeneración y actividad de la enzima Ribulosa 1, 5 Carboxilasa Oxigenasa sea afectada por el déficit hídrico (Wingler *et al.*, 2002; Lawlor y Cornic, 2002; Parry *et al.*, 2002; Bauwe *et al.*, 2010). Como ruta alterna para el consumo de electrones (cuando la C<sub>i</sub> es restringida por el cierre estomático) se favorece la actividad oxigenasa de la Rubisco y se estimula la fotorrespiración (Wingler *et al.*, 1999; Parry *et al.*, 1989; Parry *et al.*, 2002; Bauwe *et al.*, 2010). Durante la fotorrespiración, en el cloroplasto, la enzima Rubisco cataliza la incorporación de O<sub>2</sub> para la producción de 2-fosfoglicolato, compuesto que es transportado al peroxisoma, donde se desfosforilado a glicolato; este en una reacción posterior y con la intervención de la enzima glicolato oxidasa produce glioxilato y peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>); paralelamente, la enzima CAT actúa convirtiendo el peróxido de hidrogeno formado en H<sub>2</sub>O y O<sub>2</sub> (Larcher, 2003; Taiz y Zeiger, 2010; Buchanan *et al.*, 2000). El glioxilato es transformado en Glicina, aminoácido que es transportado a la mitocondria, para abastecer la síntesis de Serina y otros compuestos del metabolismo vegetal. En forma paralela, el cierre estomático restringe el ingreso de CO<sub>2</sub> al mesófilo foliar y determina la reducción en la tasa de regeneración de NADP<sup>+</sup> a través del ciclo de Calvin, lo que también causa pérdida de electrones a O<sub>2</sub> por la reacción de Mehler (Cruz de Carvalho, 2008).

Como resultado del cierre estomático y del daño en la estructura de los cloroplastos, la fotosíntesis es reducida ya sea por limitación en el ingreso de CO<sub>2</sub> o por baja transferencia de electrones, el suministro de ATP y NADPH y otros compuestos indispensables, se reduce el ciclo de Calvin-Benson, se presenta reducción en la síntesis de triosas fosfato

indispensables para ser exportados desde los cloroplastos de los órganos fuente a los órganos demanda; con ello el metabolismo de carbohidratos es afectado (Munne-Bosch *et al.*, 2009). La cantidad de triosas fosfato a exportar también disminuye por efecto del déficit hídrico (Coursol *et al.*, 2003) y con ello también disminuye la síntesis de glucosa, sacarosa, almidón, fructosa, entre otros.

Así mismo, la translocación y partición de carbohidratos en las plantas está fuertemente influenciada por el déficit hídrico (Lawlor y Cornic, 2002) y es proporcional a la reducción en la fotosíntesis; por consiguiente, el crecimiento de los órganos demanda de las plantas es reducido e igualmente, la acumulación de materia seca en frutos, semillas, tallos, etc es reducida (Basu *et al.*, 1999; Praxedes *et al.*, 2006). El metabolismo de carbohidratos puede ser afectado por el déficit por reducción de la actividad de enzimas que catalizan varias reacciones del metabolismo de los carbohidratos como la sorbitol deshidrogenasa que actúa en la conversión de sorbitol a fructosa; la sacarosa fosfato sintasa que actúa en la síntesis de sacarosa, la ADP-glucosa fosfohidrolasa que es importante en la síntesis de glucosa y la inversa ácida que hidroliza la sacarosa (Jones *et al.*, 2013). Si la actividad de estas enzimas se reduce, la consecuencia es una baja tasa de síntesis de carbohidratos, y la baja disponibilidad de estos durante los diferentes estados de desarrollo de un cultivo, reduce la tasa de translocación de carbohidratos y con ello reduce el crecimiento, el número de frutos por planta, el tamaño y la calidad de estos (Karafyllidis *et al.*, 1996).

La fotosíntesis no foliar parece ser una estrategia adicional para la reducción de carbono durante periodos de estrés hídrico (Rouhi *et al.*, 2007) cuando se presenta abscisión foliar total, lo cual redujo drásticamente la pérdida de agua por transpiración y pero también reduce la fotosíntesis neta. En estas plantas, la asimilación de carbono, fue asegurada por fotosíntesis no foliar, más específicamente por los tallos clorofílicos, los cuales habilitaron la refijación interna de CO<sub>2</sub> a nivel del tallo (Rouhi *et al.*, 2007).

### 1.3.2 Efectos a nivel del crecimiento y del desarrollo

El potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foliar es un parámetro sensible a sequía (Liu *et al.*, 2005; Lahlou *et al.*, 2003; Ahmadi *et al.*, 2010). Es frecuentemente aceptado que el  $\Psi_h$  foliar puede reducirse a valores cercanos a -2.0 MPa cuando las plantas están sometidas a déficit hídrico (Liu *et al.*, 2006; Martínez y Moreno, 1992; Ierna y Mauromicale, 2006; Donato *et al.*, 2006; Lahlou *et al.*, 2003). Esta reducción en  $\Psi_h$  foliar se asocia con el cierre estomático, el cual restringe la absorción y el transporte de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera (Santos *et al.*, 2013; Van den Bilcke *et al.*, 2013; Álvarez *et al.*, 2011; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Vos y Haverkort, 2007). Igualmente, el CRA está estrechamente relacionado con la absorción y transporte de agua, para mantener el volumen celular; por ello puede reflejar el balance entre el suministro de agua y la transpiración y se reduce cuando la disponibilidad de agua en el suelo es limitada (Liu *et al.*, 2005). Similarmente, la transpiración actúa como fuerza impulsadora para el transporte de agua y los iones minerales vía xilema desde la raíz hasta las células foliares y es esencial para mantener el CRA en valores óptimos en las células foliares sin afectar el metabolismo (Chaerle *et al.*, 2005; Taiz y Zeiger 2010).

De esta forma, el déficit hídrico induce respuestas en las plantas que se relacionan con la reducción del crecimiento de los órganos (Jefferies, 1993; Zlatev y Yordanov, 2004;

Kulkarni y Phalke, 2009) como la hoja por menor área foliar, afecta negativamente la interceptación y captación de radiación; con ello se reduce la fotosíntesis y el rendimiento del cultivo (Germ *et al.*, 2007; Rouhi *et al.*, 2007). La reducción en el crecimiento es el resultado de la restricción de los procesos de elongación, división y diferenciación celular debido a la baja presión de turgencia, por esto muchas plantas responden a la condición de déficit hídrico mediante el ajuste osmótico (Kulkarni y Phalke, 2009; Bao-Zhong *et al.*, 2003; Tourneux *et al.*, 2003). La reducción en el crecimiento en las plantas sometidas a déficit además es el resultado de la baja absorción y disponibilidad de agua, por bajos potenciales hídricos en el suelo, que causan cierre estomático, lo cual causa un desbalance en el suministro de agua para mantener el continuo de agua Suelo-planta-atmósfera (Parent *et al.*, 2014) y negativamente en los procesos de división y elongación celular (Shao *et al.*, 2008; Medeiros *et al.*, 2012), por ello, las plantas reducen la longitud, el área foliar y la acumulación de masa seca (Ierna y Mauromicale, 2010), entre otros. La redistribución de foto asimilados en favor de la raíz es una respuesta de las plantas sometidas a periodos de sequía como estrategia para reducir las superficie foliar y por consiguiente reducir la transpiración; así mismo como mecanismo para la obtención de agua del el suelo (Singh y Sing 2006; Díaz-López *et al.*, 2012).

Durante el ciclo de vida de especies vegetales de la familia de las solanáceas, una alta disponibilidad de asimilados soporta el crecimiento de raíces, hojas, ramas, flores y frutos (Van-Loon, 1981; Darwish *et al.*, 2006; Kulkarni y Phalke, 2009; Ierna y Mauromicale, 2010; Tourneux *et al.*, 2003<sup>a</sup>; Tourneux *et al.*, 2003<sup>b</sup>), por ello cuando las plantas son sometidas a estrés por déficit hídrico reduce la fotosíntesis, esto a la vez afecta negativamente los procesos de crecimiento (Kulkarni y Phalke, 2009; Darwish *et al.*, 2006). El déficit hídrico reduce el periodo de crecimiento del follaje (madurez temprana del cultivo), lo que determina un acortamiento del ciclo de vida del cultivo y una reducción del rendimiento (Kulkarni y Phalke, 2009; Liu *et al.*, 2006; Yuan *et al.*, 2003; Darwish *et al.*, 2006; Van Loon, 1981).

Así mismo, el déficit hídrico afecta la duración de los estados fenológicos de las plantas, reduce el crecimiento, el número de frutos por planta, el tamaño y la calidad de estos (Yuan *et al.*, 2003; Gachanja y Gurna, 1980). El déficit hídrico reduce el periodo de crecimiento del follaje (madurez temprana del cultivo), lo que determina un acortamiento del ciclo de vida del cultivo y una reducción del rendimiento (Karafyllidis *et al.*, 1996; Darwish *et al.*, 2006; Van Loon, 1981). La sequía, durante el periodo de floración tiene un efecto drástico sobre la producción de frutos y el rendimiento (Haverkort *et al.*, 1990; Liu *et al.*, 2006; Van Loon, 1981). En algunas especies de solanáceas, como en *Capsicum annum* L y en *S. tuberosum* L., la disponibilidad de agua afecta la relación entre el crecimiento de la parte aérea y el sistema radical (Kulkarni y Phalke, 2009); debido a la redistribución de foto-asimilados, la raíz continúa creciendo mientras que la parte aérea dejó de crecer por causa del déficit hídrico (Jefferies y MacKerron, 1989). Mediante la estrategia de mayor desarrollo de la raíz, las plantas tienen la capacidad para hacer más eficiente la búsqueda de agua en zonas más profundas del suelo (Xu *et al.*, 2010). Sin embargo, cuando el déficit hídrico es extremo, las plantas no pueden redistribuir los fotoasimilados para soportar el crecimiento de los órganos, por ello el crecimiento asimétrico también se afecta drásticamente (Xu *et al.*, 2010).

### 1.3.3 Producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y otros efectos asociados con estrés oxidativo

Aunque, bajo condiciones de adecuada disponibilidad de agua, las especies reactivas de oxígeno (ROS) se producen durante los procesos de fotosíntesis, fotorrespiración y respiración; los niveles intra y extracelulares de ROS se incrementan cuando la planta está sometida a estrés biótico ó abiótico (Slesak *et al.*, 2007; Masoumi *et al.*, 2010; Noctor *et al.*, 2014). Se reconocen varios tipos de estrés vegetal que desencadenan incremento en la síntesis de especies reactivas de oxígeno como el radical Superóxido ( $O_2^-$ ), el Peróxido de Hidrógeno ( $H_2O_2$ ) y el radical Hidroxilo ( $\cdot OH$ ); entre los que se destaca el déficit hídrico (Blokhina *et al.*, 2003; Yordanov *et al.*, 2003; Masoumi *et al.*, 2010; Cruz de Carvalho, 2008; Noctor *et al.*, 2014). Bajo condiciones de déficit hídrico, un resultado inevitable es la alta producción de ROS en sitios subcelulares como los cloroplastos, los peroxisomas y las mitocondrias (Khanna-Chopra y Selote, 2007). Cuando la sequía es prolongada, el cierre estomático y la reducida fijación de  $CO_2$ , conllevan a que la producción de ROS sea alta y supere la acción de depuración del sistema antioxidante. Cuando el nivel de fitotoxicidad de las ROS hace que se conviertan en perjudiciales, se inician cascadas oxidativas que dañan las membranas y otros componentes celulares, resultando en el estrés oxidativo y eventualmente en la muerte celular (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007; Cruz de Carvalho, 2008). Las ROS puede ser extremadamente reactivas, especialmente el  $O_2^-$  y el  $\cdot OH$ , que pueden oxidar componentes celulares como lípidos de membrana, proteínas, ADN y ARN. Otro efecto común de la restricción hídrica por producción del singlete de oxígeno es la degradación de clorofilas y reducción en su concentración (Rolando *et al.*, 2015). La oxidación de los componentes celulares e inactivación de enzimas, en última instancia, conducen a la muerte celular (Mittler, 2002; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007). Para limpiar estos compuestos tóxicos, las plantas han desarrollado estrategias de defensa antioxidativa que incrementan la tolerancia de las plantas a los diferentes factores de estrés (Blokhina *et al.*, 2003; Yordanov *et al.*, 2003; Masoumi *et al.*, 2010; Cruz de Carvalho, 2008; Noctor *et al.*, 2014). Varios estudios han demostrado que durante el estrés hídrico, la actividad de las enzimas con actividad antioxidante, generalmente se incrementa ya que las relaciones hídricas de las plantas juegan un papel importante en la activación y/o modulación del mecanismo de defensa antioxidante (Shirivali *et al.*, 2003; Mittler, 2002; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007; Cruz de Carvalho, 2008). De esta manera, para mitigar el efecto del estrés oxidativo, las plantas tolerantes a sequía han desarrollado un sistema antioxidante cuya principal función es actuar como limpiadores de radicales libres. Este sistema incluye enzimas antioxidantes como la súper oxido dismutasa (SOD), la catalasa (CAT), la ascorbato peroxidasa (APX), la peroxidasa y la glutatión reductasa (Blokhina *et al.*, 2003; Srivalli *et al.*, 2003; Noctor *et al.*, 2014) igualmente involucra otros compuestos de carácter no enzimático como tocoferol, ascorbato, glutatión, carotenoides y compuestos fenólicos (Ramachandra *et al.*, 2004; Blokhina *et al.*, 2003).

En la actualidad se reconoce, que las ROS también cumplen un papel positivo e importante en los eventos de transducción de las señales que controlan los procesos de crecimiento, desarrollo, respuestas a estrés abiótico y muerte celular programada. Las células han desarrollado estrategias para utilizar las ROS producidos en los diferentes compartimentos subcelulares como señales biológicas para controlar la expresión de un gran número de genes (Laloi *et al.*, 2004). Así, una determinada ROS puede interactuar

de forma selectiva con una molécula blanco que percibe el aumento en la concentración de ROS y a continuación traduce esta información en un cambio de la expresión génica (Laloi *et al.*, 2004). Adicionalmente, la reducción en el contenido de clorofilas es el resultado del daño al cloroplasto causado por las ROS y es una indicador de la sensibilidad de las plantas a sequía reportado en plantas de girasol (Gobhadi *et al.*, 2013), banano (Surendar *et al.*, 2013), algodón (Deeba *et al.*, 2012), trigo (Herbinger *et al.*, 2002; Zaefizadeh *et al.*, 2010) y jatrofa (Sapeta *et al.*, 2013). Aunque, la degradación de clorofila bajo sequía, también ha sido explicada por la síntesis de la enzima clorofilasa, que actúa removiendo el fitol de la clorofila para producir clorofilida y generando senescencia foliar (Eckardt, 2009).

Por otro lado, cuando la plantas están sometidas a condiciones de sequía, los ácidos grasos son el blanco de la peroxidación lipídica, lo cual conlleva a la producción de varios aldehídos, siendo los cloroplastos los organelos celulares en los que se produce mayormente el malondialdehído (MDA) en plantas estresadas (Yamaguchi *et al.*, 2008). El MDA es un producto indicador de la degradación oxidativa de los lípidos de membrana en tejidos vegetales (Pandey *et al.*, 2010) cuyo incremento bajo sequía se ha documentado en plantas de tomate (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), algodón (Deeba *et al.*, 2012), caña de azúcar (Boaretto *et al.*, 2014) y pimienta (Anjum *et al.*, 2012) entre otras. Los principales ROS que afectan los lípidos de membrana son el radical hidroxilo ( $\text{OH}^\bullet$ ) y el peróxido de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), los cuales se producen bajo múltiples estrénes (McKersie *et al.*, 1990). Durante el proceso de peroxidación de lípidos, los ROS atacan lípidos que contienen enlaces dobles entre carbonos, especialmente los ácidos grasos poliinsaturados como el ácido linolénico, por remoción del hidrógeno de un carbono y con inserción de oxígeno resultando en un radical lipídico (McKersie *et al.*, 1990; Ayala *et al.*, 2014). El proceso de peroxidación lipídica ocurre en tres pasos: en la fase de iniciación, los ROS retiran el hidrógeno alílico formando el radical lipídico; en la fase de propagación, el radical lipídico reacciona rápidamente con oxígeno para formar un radical peroxilipídico, el cual remueve un hidrógeno de otra molécula de lípido generando un hidroxiperóxido lipídico (y continua la reacción en cadena); en la fase de terminación, los antioxidantes donan un átomo de hidrógeno al hidroxiperóxido lipídico formando un producto no radical (McKersie *et al.*, 1990; Ayala *et al.*, 2014). En respuesta a la peroxidación lipídica y de acuerdo a su capacidad, las células inducen su mantenimiento y sobrevivencia mediante la activación de rutas de síntesis de compuestos de defensa antioxidante. Cuando la tasa de peroxidación es alta, el daño oxidativo supera la capacidad de reparación, y las células inducen apoptosis, conduciendo a muerte celular programada (Yamaguchi *et al.*, 2008). La peroxidación lipídica produce una amplia variedad de productos de oxidación como el hidroxiperóxido lipídico, el MDA el cual es utilizado como un biomarcador de peroxidación lipídica, que reacciona con el ácido tiobarbitúrico (TBA), mediante la prueba (TBARS) para producir un cromógeno intensamente coloreado fluorescente, que es usado para cuantificar contenido de MDA en tejidos vegetales (Wang *et al.*, 2013). El MDA es un compuesto citotóxico que reacciona oxidando biomoléculas como proteínas y nucleótidos (Yamaguchi *et al.*, 2008).

La oxidación de los ácidos grasos poliinsaturados de las membranas (Valentovic *et al.*, 2006), degrada los lípidos con el subsecuente incremento en la permeabilidad, pérdida de la estabilidad y liberación de iones e incremento en la pérdida de electrolitos (Navari-Izzo *et al.*, 1999). La pérdida de electrolitos se puede detectar casi inmediatamente después que una planta ha sido sometida leve o prolongadamente a algún tipo de estrés vegetal como la sequía, la salinidad, el ataque de patógenos, los metales pesados, el

estrés oxidativo, el calor y otros (Demidchik *et al.*, 2014). Este es un rasgo importante que permite evaluar el daño a membranas y la tolerancia de las plantas al estrés (Valentovic *et al.*, 2006; Demidchik *et al.*, 2014). Los iones que son liberados al apoplasto son  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $HPO_4^{2-}$ ,  $NO_3^-$ , citrate<sup>-3</sup>, malate<sup>+2</sup> (Demidchik *et al.*, 2014). El incremento en la degradación de membranas evaluada mediante la pérdida de electrolitos es una respuesta que ha sido documentado para plantas de maíz (Valentovic *et al.*, 2006), trigo (Baji *et al.*, 2001), girasol (Gobadi *et al.*, 2013) y Kochia (Mausomi *et al.*, 2010) sometidas a déficit hídrico. Una cualidad importante en genotipos tolerantes a sequía es controlar el daño a las membranas y con ello reducir la pérdida de los electrolitos (Valentovic *et al.*, 2006; Yordanov, 2003; Bajji *et al.*, 2001).

Bajo condiciones de estrés por sequía varios autores han demostrado que las membranas vegetales pueden cambiar la permeabilidad ó perder su integridad (Blokchina *et al.*, 2003; Yordanov *et al.*, 2003; Masoumi *et al.*, 2010) y por consiguiente la membrana celular es una de las primeras estructuras blanco del estrés por sequía en plantas, por ello es aceptado que el mantenimiento de la integridad y estabilidad de la membranas bajo déficit hídrico es uno de los componentes indicadores de la tolerancia a sequía en plantas (Masoumi *et al.*, 2010). La capacidad celular para controlar el transporte de iones a través de la membrana es utilizada como parámetro indicador de la tolerancia de las plantas al estrés (Yordanov, 2003). Así mismo, el grado de daño a membrana inducido por sequía se evalúa por la pérdida de electrolitos; la cual es influenciada por la sequía, por ello; se registran mediante la conductividad eléctrica los iones liberados al espacio intercelular (Yordanov, 2003; Masoumi *et al.*, 2010).

## 1.4 La limitación hídrica en *S. tuberosum* L.

La sequía es definida como la escasez de agua en el suelo, la cual se asocia con reducción del potencial hídrico del suelo cuando el contenido de agua se reduce; como resultado de las bajas precipitaciones, la aplicación insuficiente de riego, las altas ó bajas temperaturas y el exceso de sales minerales (Moreno, 2009; Valiente, 2001). Mediante el índice de severidad de sequía de Palmer (Palmer, 1965), se clasifican los suelos de acuerdo a la disponibilidad de agua en el rango entre humedad extrema y sequía extrema entre los 4.0 y los -4.0 IPS (Palmer, 1965); cuando la precipitación diaria en una región es inferior a la requerida para mantener el estado hídrico del suelo. Con el incremento en la temperatura, se incrementa la evaporación del agua, por ello la condición de sequía tiende a acentuarse (Oki y Kanae, 2006, Dore, 2005; Mall *et al.*, 2006).

La producción de papa bajo las condiciones de sequía regionales es inevitable; por ello es importante pronosticar el momento de ocurrencia de estrés hídrico para maximizar el rendimiento bajo limitación hídrica. Desafortunadamente, las prácticas implementadas para reducir el impacto negativo del riego deficitario, no son exitosas. En zonas de producción de papa, menos del 7% de las áreas cultivadas tienen la posibilidad de aplicación de riego, sin criterios claros en cuanto a frecuencia y tiempo de aplicación; por consiguiente, la producción de papa depende básicamente de la precipitación anual (FEDEPAPA, 2014). De esta manera, los cultivos de papa frecuentemente son sometidos a restricción hídrica, especialmente durante las épocas secas. La implementación de sistemas de riego reduce el impacto de este estrés, sin embargo, sus costos hacen que esta alternativa no sea una opción viable. En adición, en Colombia no

se conocen estudios sobre el efecto del déficit hídrico sobre parámetros fisiológicos, bioquímicos, de crecimiento y rendimiento en variedades comerciales.

Considerando que la limitación hídrica (dependiendo de su magnitud e intensidad) puede tener diversos efectos sobre la fisiología, crecimiento, desarrollo y rendimiento en cultivos de *S. tuberosum* L.; a nivel mundial, varias investigaciones han evaluado el efecto del riego deficitario sobre ciertas variedades de papa, mediante experimentos que replican las condiciones del riego deficitario evidenciadas en campo. Esta información posteriormente puede ser utilizada para seleccionar variedades tolerantes a sequía; así como para reconocer la ocurrencia de déficit hídrico en los cultivos y planificar por anticipado las estrategias de manejo para el suministro limitado de recursos hídricos previniendo el impacto de este estrés en los cultivos de papa en las zonas de producción.

De esta manera, experimentalmente se ha replicado de forma planificada, la condición de riego deficitario durante el ciclo total del cultivo o en una etapa de desarrollo. Entre las directrices y lineamientos tenidos en cuenta para establecer las condiciones de riego deficitario a nivel experimental (Tabla 1-1), varios estudios establecen que cuando el déficit hídrico se aplica al inicio de tuberización y en llenado de tubérculos genera reducción en el rendimiento del cultivo (Martínez y Moreno, 1992; Liu *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2006; Boguszevska *et al.*, 2008; Ahmadi *et al.*, 2010). Además, se reporta que cuando el déficit hídrico se aplica durante el ciclo total del cultivo (Ierna y Mauricale, 2006; Hassanpanah, 2010; Badr *et al.*, 2010), el estrés tiene menor efecto sobre el rendimiento que cuando se aplica por un período de tiempo (King *et al.*, 2003). Igualmente, para definir los tratamientos de riego deficitario se consideran prácticas como suspensión del riego en un período de tiempo durante un estado fenológico específico (Martínez y Moreno, 1992; Liu *et al.*, 2005; Ahmadi *et al.*, 2010; Abdullah-Al-Mahmud *et al.* (2014) y reducción del riego desde un estado fenológico hasta la cosecha (Ierna y Mauricale, 2006; Boguszevska *et al.*, 2008; Hassanpanah, 2010; Badr *et al.*, 2010), disminución del riego de acuerdo a la evapotranspiración (ET) o la capacidad de campo de los controles irrigados. Otra práctica para definir el tratamiento de déficit hídrico, monitorea la reducción del potencial hídrico foliar hasta valores de -0.8 MPa (Lahlou *et al.*, 2003; Lahlou y Ledent, 2005), considerando como potencial hídrico foliar de la condición de irrigación de -0.3 MPa. Así mismo, el déficit hídrico moderado se ha especificado a 35% (Hassanpanah, 2010) y 50% de ET (Ierna y Mauricale, 2006); mientras a potencial hídrico foliar  $\leq -0.8$  MPa (Martínez y Moreno, 1992; Lahlou *et al.*, 2003; Lahlou y Ledent, 2005; Liu *et al.*, 2006) han designado el déficit hídrico como intenso ó severo. También, en varios estudios se ha evaluado la capacidad de recuperación de las plantas de papa, aplicando la práctica de rehidratación y analizando la respuesta de parámetros fisiológicos, de crecimiento y rendimiento (Martínez y Moreno, 1992; Liu *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2006; Boguszevska *et al.*, 2008).

La información aportada por la investigación enmarcados en el tema del riego deficitario en variedades de papa de interés para cada país, se constituye como una base fundamental para reconocer los efectos de este estrés, las respuestas de las plantas, los mecanismos de tolerancia; información importante para seleccionar genotipos tolerantes; así mismo para planificar las estrategias de manejo para prevenir y mitigar el impacto negativo de este déficit en los cultivos.

**Tabla 1-1. Estudios de déficit hídrico en variedades de *S. tuberosum* L.**

Título artículo	Variedad (es)	Condiciones experimentales	Estado de desarrollo para aplicación del estrés	Proceso o parámetro afectado por reducción o incremento	Referencia
"Assessment of drought tolerance and its potential yield penalty in potato"	34 cultivares de <i>S. tuberosum</i> L.	Dos regímenes hídricos: óptimo y reducido suministro de agua	Durante ciclo de cultivo	El rendimiento de almidón, biomasa y contenido de almidón en los tubérculos fueron afectados por el tratamiento de estrés tanto en los experimentos en materia y en campo.	Sprenger <i>et al.</i> , 2015
"Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory"	<i>S. tuberosum</i> L. variedades Unica, Désirée y Sarnav	Dos regímenes hídricos: riego a capacidad de campo y el déficit hídrico con riego al 50% de la capacidad de campo	Después de inicio de tuberización	El déficit hídrico redujo el rendimiento fresco y seco de tubérculos en las tres variedades. Además, hubo reducción en la discriminación de isótopos del carbono e incrementó el color verde de las hojas y la actividad antioxidante.	Monneveux <i>et al.</i> , 2013
Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato ( <i>Solanum tuberosum</i> L.)	<i>S. tuberosum</i> L. variedades Unica, Désirée y Sarnav	Dos regímenes hídricos: riego a capacidad de campo y el déficit hídrico con riego al 50% de la capacidad de campo	Después de inicio de tuberización	El déficit hídrico indujo aumento en el color verde de la hoja y esto coincidió con la disminución en el crecimiento de las hojas. Sarnav, tuvo el índice de susceptibilidad a la sequía más bajo, pero mostró el menor incremento de Clorofilas SPAD después de la restricción de agua. Una menor tasa de pérdida de clorofila y senescencia se relacionó con un mayor rendimiento bajo restricción hídrica.	Rolando <i>et al.</i> , 2015
"Physiological and growth response to moderate water deficit of off-season potatoes in a water deficit of off-season potatoes in a Mediterranean environment"	<i>S. tuberosum</i> L. cultivares Sieglinde y Spunta	Dos niveles de riego: 50% (déficit hídrico moderado) y 100% (bien regado) de la evapotranspiración máxima.	Durante ciclo de cultivo	El déficit hídrico moderado redujo la conductancia estomática, la tasa fotosintética, el peso seco de la planta, el crecimiento del tubérculo y el rendimiento de tubérculo.	Ierna y Mauricale, 2006
"Effects of irrigation strategies and soils on field grown potatoes: Yield and water productivity"	<i>S. tuberosum</i> L. cv. Folva	El estrés por sequía se aplicó en llenado de tubérculo con riego al 65% de los controles.	Llenado de tubérculos	Reducción en el rendimiento.	Ahmadi <i>et al.</i> , 2010
"Effects of irrigation strategies and soils on field-grown potatoes: Gas exchange and xylem [ABA]"	<i>S. tuberosum</i> L. cv. Folva	El estrés por sequía se aplicó en llenado de tubérculo con riego al 65% de los controles.	Llenado de tubérculos	El déficit hídrico redujo la conductancia estomática y la fotosíntesis neta; a potencial hídrico foliar menor a -0.6 MPa la fotosíntesis fue reducida.	Ahmadi <i>et al.</i> , 2010
"Evaluation of Potato Cultivars for Resistance Against Water Deficit Stress Under In Vivo Conditions"	<i>S. tuberosum</i> L. cv. Agria, Savalan, Satina, Caesar, Kennebec, Marfona y Santé	El factor principal A consistió en tres niveles de riego: riego después de 25%, 35% y 50% de agua disponible, es decir condiciones normales, estrés moderado y estrés severo respectivamente. El factor B incluyó siete variedades de <i>S. tuberosum</i> L.	Durante ciclo de cultivo	Rendimiento de tubérculos fue reducido por estrés moderado y severo, eficiencia en el uso del agua aumento por estrés severo.	Hassanpanah, 2010
"Drought-Responsive Antioxidant Enzymes in Potato ( <i>S. tuberosum</i> L.)"	<i>S. tuberosum</i> L. cv. Flaming, Milek, Aruba, Cyprian, Kathadine, Jutrzenka, Tetyda, Inwestor y	Condiciones de sequía por suspensión de riego por 2 semanas, después las plantas fueron rehidratadas.	Tuberización	El déficit hídrico redujo el contenido relativo de agua, la concentración de sacarosa en tubérculos; mientras las actividades Superóxido dismutasa, Peroxidasa y Catalasa en hojas y en tubérculos.	Boguszewska <i>et al.</i> , 2008
"Efficiency of Subsurface Drip Irrigation for Potato Production Under Different Dry Stress Conditions"	<i>Solanum tuberosum</i> L. Cv. Cara	Se evaluó el riego por goteo y superficial en cuatro niveles: 100%, 80%, 60% y 40% de la evapotranspiración del cultivo.	Durante el ciclo del cultivo	El 20% de irrigación redujo el rendimiento de tubérculo.	Badr <i>et al.</i> , 2010
"ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato ( <i>Solanum tuberosum</i> L.) during progressive soil drying"	<i>S. tuberosum</i> L.	En déficit hídrico, se suspendió el riego al inicio de tuberización (por 14 días) y en llenado de tubérculo (por 9 días).	Inicio de tuberización y llenado	En ambos estados, el déficit hídrico severo (Y raíz < -0.3 Mpa) indujo reducción en el contenido relativo de agua, el potencial hídrico foliar y de la raíz, la conductancia estomática y la fotosíntesis; mientras el contenido de ABA se incremento.	Liu <i>et al.</i> , 2005
"Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato"	<i>S. tuberosum</i> L. cv. Folva	En déficit se regó al 50% de evapotranspiración completa por 22 días.	Inicio de tuberización	El déficit indujo reducción en la conductancia estomática, la fotosíntesis y la transpiración, área foliar y biomasa. El potencial hídrico foliar fue reducido hasta -0.85 Mpa a estrés considerado como severo.	Liu <i>et al.</i> , 2006
"The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato"	<i>S. tuberosum</i> L. cv. Remarka, Désirée, Nicola y Monalisa	El estrés por sequía fue inducido en campo por suspensión del riego hasta potencial hídrico foliar inferior a -0.8 MPa (estrés intenso), luego se rehidrataron al 45% de los	No se especifica	La sequía redujo el rendimientos de tubérculos, la masa seca de las hojas, el número de tubérculos, el área foliar y el Índice de área foliar.	Lahlou <i>et al.</i> , 2003
"Root mass and depth, stolons and roots formed on stolons in four cultivars of potato under water stress"	<i>S. tuberosum</i> L. cv. Remarka, Désirée, Nicola y Monalisa	El estrés por sequía fue inducido por suspensión del riego hasta potencial hídrico foliar inferior a -0.8 Mpa (estrés intenso).	No se especifica	La sequía indujo reducción en la masa seca de la raíz, el número de estolones aumento pero la longitud de esto se redujo.	Lahlou y Ledent, 2005
"Expresiones fisiológicas de resistencia a la sequía en dos variedades de papa sometidas a estrés hídrico en condiciones de campo"	<i>S. tuberosum</i> L. variedades Yungay y Revolución	Déficit hídrico por suspensión del riego por 10 días, luego se aplicó rehidratación	Tuberización plena	Durante el periodo de estrés, hubo reducción en el potencial hídrico foliar hasta -2.0 Mpa (Yungay) y -1.8 Mpa (Revolución), la conductancia estomática y la fotosíntesis, el área foliar y el peso seco de los tubérculos; mientras el contenido de prolina se incremento.	Martínez y Moreno, 1992

## 1.5 Respuestas de las plantas al déficit hídrico

En general, el déficit hídrico conlleva a múltiples respuestas que involucran cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y moleculares (Wang *et al.*, 2003; Van-Loon, 1981; Yuang *et al.*, 2003.); que comprenden desde la alteración de la expresión de genes y metabolismo celular hasta cambios en la tasa de crecimiento y productividad vegetal. Las respuestas fisiológicas implican el reconocimiento de la señal por parte de la raíz, la pérdida de turgencia de las células, la reducción del potencial hídrico de la hoja, la



reducción de la conductancia estomática por CO<sub>2</sub>, la reducción en la fotosíntesis neta y la reducción en el crecimiento vegetal (Munns, 2002; Reddy *et al.*, 2004; Tourneux y Peltier, 1995; Tourneux *et al.*, 2003).

Muchas plantas responden a la condición de déficit hídrico mediante el ajuste osmótico (Cvikrová *et al.*, 2013; Alizadeh *et al.*, 2011), por acumulación de metabolitos de estrés y el incremento en la síntesis de enzimas antioxidantes y reducción en acumulación de especies reactivas de oxígeno (Tourneux *et al.*, 2003). A nivel molecular, los efectos del déficit hídrico involucran la expresión de genes de respuesta al estrés y síntesis de proteínas asociadas al estrés (Bray, 1993).

### 1.5.1 ABA como señalizador del estrés

El primer paso en la respuesta de las plantas a déficit hídrico, es el reconocimiento del estímulo, el cual puede ser registrado como una reducción en el potencial hídrico de la planta (Bartels y Ramanjulu, 2005; Shinozaki y Yamaguchi, 1997; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2007; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014). Es ampliamente aceptado que el ABA es una molécula señal que actúa como mediador en las cascadas de señalización para evitar la deshidratación de las plantas sometidas a sequía y otros estreses. Las bases moleculares que explican las respuestas de las plantas a sequía indican que el ABA desempeña un importante papel en las respuestas a estrés incluido el déficit hídrico (Galau *et al.*, 1986; Zeevaart y Creelmen, 1988; Bray, 1991; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014; Danquah *et al.*, 2014). Existe evidencia suficiente que confirma la existencia de rutas de señalización independientes de ABA que pueden actuar de forma coordinada con las rutas dependientes de ABA (Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014; Nakashima *et al.*, 2014). De esta manera, las proteínas de las vías de señalización dependiente e independiente de ABA incluyen factores de transcripción, kinasas y fosfatasa responsables de la expresión de genes de respuesta al estrés osmótico (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Hong-bo *et al.*, 2006; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014; Danquah *et al.*, 2014). En estas rutas de respuesta a déficit hídrico (dependientes e independientes de ABA) ciertos factores de transcripción como AREB, DREB1, DREB2 y otros inducen muchos genes que codifican proteínas involucradas en la respuesta a sequía y la tolerancia de las plantas (Riera *et al.*, 2005; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014; Nakashima *et al.*, 2014).

En las rutas de respuesta dependientes de ABA, las plantas incrementan la concentración endógena de ABA por inducción de genes de síntesis de ABA (Macková *et al.*, 2013; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014; Danquah *et al.*, 2014; Daszkowska-Golec y Szarejko, 2013). El ABA induce la expresión de muchos genes, cuyos productos están involucrados en las respuestas asociadas con la tolerancia a la deshidratación (Hanson, 1982; Bray, 1997; Sreenivasulu *et al.*, 2012); entre estos genes se encuentran reguladores positivos y negativos de cascadas de señalización mediadas por ABA, factores de transcripción y genes que codifican para la síntesis de enzimas involucradas en la síntesis de compuestos que actúan como osmoprotectores. Como respuesta temprana bajo déficit hídrico, para evitar la pérdida de agua por transpiración, las plantas tolerantes incrementan los niveles de hormona ácido abscísico (ABA), lo cual conlleva a una "reprogramación de los patrones de expresión de genes" para regular las

relaciones hídricas mediante ajustes de la presión osmótica a nivel celular (Daszkowska-Golec y Szarejko, 2013), el cierre de los estomas (Macková *et al.*, 2013; Munné-Boscha *et al.*, 2009; Brodrib *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2010; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014), área foliar reducida, incremento en el crecimiento de la raíz y cambios en la arquitectura del sistema radical (Daszkowska-Golec y Szarejko, 2013). Se proponen dos rutas de biosíntesis del ABA: la directa que ocurre en algunos hongos, en la que el ABA se sintetiza a partir del farnesil pirofosfato un sesquiterpeno (C15); en la indirecta, el ABA se produce a a partir de Carotenoides C40 oxigenados (Taiz y Zeiger, 2010; Jones *et al.*, 2013; Daszkowska-Golec y Szarejko, 2013). Los carotenoides, al igual que otros isoprenoides son sintetizados desde el isopentenil pirofosfato (C5) IPP. En esta ruta indirecta que ocurre en los cloroplastos y otros plastidios vegetales, el ABA es sintetizado por oxidación de los carotenoides precursores de C40 (violaxantina y zeaxantina), seguido por la conversión de intermediarios de xantonina hasta ABA, vía ABA-aldehído (citosol) (Taiz y Zeiger, 2010; Jones *et al.*, 2013; Daszkowska-Golec y Szarejko, 2013). La evidencia científica soporta que en plantas de papa (Liu *et al.*, 2005, Liu *et al.*, 2008; Ahmadi *et al.*, 2010), tomate (Bray, 1998), ají (Ismail, 2002), *arabidopsis* (Pantin *et al.*, 2012) y trigo (Gallé *et al.*, 2013; Saradadevi *et al.*, 2014), (Osakabe *et al.*, 2014). También, se propone que cuando es sintetizado en el citosol de las células de la raíz (Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014), se transporta por el apoplasto de la raíz y es conducido vía xilema con la corriente transpiratoria hacia los brotes y hojas (Macková *et al.*, 2010; Bray, 1998; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014; Danquah *et al.*, 2014). Una vez el ABA endógeno se incrementa desencadena una cascada de repuestas fisiológicas que conllevan a la reducción de la transpiración a través del cierre de los estomas (Bray, 2008; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014, Danquah *et al.*, 2014). El cierre estomático es mediado por la reducción en la presión de turgencia de las células guarda por eflujo de  $K^+$  (Osakabe *et al.*, 2014),  $Cl^-$ , remoción de sacarosa y la conversión de ácido málico en malato e  $H^+$  (Buchanan *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2013; Danquah *et al.*, 2014). Dos transportadores de la familia ADC tienen como papel el eflujo de  $K^+$  (Osakabe *et al.*, 2014). Así, el ABA induce el incremento de  $Ca^{+2}$ , lo cual a la vez induce activación de dos canales que median el liberación de aniones desde las células guarda y despolarización de la membrana. El cambio en el potencial de membrana desactiva los canales rectificadores de la entrada de  $K^+$  y activan los de eflujo de  $K^+$ . En adición, el ABA también causa incremento en el pH del citosol de las células guarda, lo cual induce incremento en la actividad de los canales de eflujo de  $K^+$ . El mantenimiento del eflujo de  $K^+$  y aniones desde las células guarda contribuye a la pérdida de turgencia de las células guarda, lo cual genera el cierre estomático (Bray, 1998; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Buchanan *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2013, Danquah *et al.*, 2014).

De forma complementaria, los genes cuya expresión es regulada por ABA bajo la condición de déficit hídrico, actúan en la acumulación de solutos compatibles, síntesis de proteínas LEA y otras proteínas inducidas bajos estrés que cumplen funciones importantes en el funcionamiento celular y de regulación de genes involucrados en la síntesis de factores de transcripción importantes en la respuesta al estrés hídrico (Bray, 1997; Shinozaki y Yamaguchi, 1997; Chen y Murata, 2002; Alian *et al.*, 2000; Skriver y Mundy, 1990; Hong-Bo *et al.*, 2007; Sreenivasulu *et al.*, 2012; Yoshida *et al.*, 2014).

### 1.5.2 Ajuste osmótico

El ajuste osmótico es el mecanismo que permite a las plantas tolerar períodos cortos o prolongados de sequía (Cvikrová *et al.*, 2013, Alizadeh *et al.*, 2011). Cuando el contenido de agua en las zonas el continuo SPA cambia durante la hidratación o la deshidratación, o cuando el contenido de solutos se incrementa o disminuye en el medio exterior ocurren cambios en la concentración de solutos en el citosol bajo el control regulatorio de la célula. El ajuste osmótico que involucra la síntesis de novo de solutos compatibles al interior de la célula es definido como ajuste osmótico activo (Boussadia *et al.*, 2013); mientras el mecanismo que involucra incremento en la concentración de solutos por pérdida de agua y reducción en el volumen celular y conlleva a reducción en el potencial osmótico es definido como una respuesta pasiva de ajuste osmótico (Cvikrová *et al.*, 2013, Alizadeh *et al.*, 2011, Boussadia *et al.*, 2013) y la respuesta completa es denominada osmorregulación (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010). El ajuste osmótico es un proceso que permite mantener el contenido de agua en la célula, mediante una reducción en el potencial osmótico, como consecuencia de la acumulación de diferentes solutos orgánicos en el citoplasma y en la vacuola bajo condiciones de estrés por salinidad ó por déficit hídrico en el suelo (Hmida-Sayari *et al.*, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010). Los solutos compatibles (osmolitos o citosolutos) son metabolitos hidrofílicos, entre los que se destacan azúcares (sacarosa y fructosa), aminoácidos (prolina y betaína), glicerol, manitol y otros metabolitos de bajo peso molecular (Hmida-Sayari *et al.*, 2005; Cvikrová *et al.*, 2013, Alizadeh *et al.*, 2011), en condiciones de estrés osmótico, estos se acumulan en el citoplasma y en la vacuola y no afectan el metabolismo de las células. Estos tienen un papel importante en la disminución del potencial osmótico a nivel del citosol y están involucrados en la estabilidad de proteínas y estructuras celulares (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Hmida-Sayari *et al.*, 2005). La alta concentración de solutos compatibles en el citosol reduce el potencial osmótico y favorece el transporte pasivo de agua al interior de las células y por consiguiente permite mantener la presión de turgencia en las plantas sometidas a sequía, y con ello mayor capacidad de tolerancia a bajo potencial hídrico del suelo (Hmida-Sayari *et al.*, 2005; Cvikrová *et al.*, 2013, Alizadeh *et al.*, 2011). El ajuste osmótico por acumulación de prolina y azúcares reductores es un mecanismo de tolerancia reportado en plantas en plantas de papa (Knipp y Honermeier, 2006, Farhard *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2013), tomate (Claussen, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010) y soya (Da Silva *et al.*, 2008) sometidas a déficit hídrico (Cvikrová *et al.*, 2013, Alizadeh *et al.*, 2011), que permite a las plantas mantener el contenido de agua a nivel celular para mitigar la reducción en el  $\Psi_h$  foliar. De forma complementaria, la mayor tolerancia al déficit hídrico puede atribuirse a la capacidad de las plantas para mantener más rápido y eficientemente la presión de turgencia mediante ajuste osmótico por acumulación temprana de solutos compatibles, lo cual favorece la mitigación rápida de la pérdida de agua. La reducción del potencial hídrico de las plantas mediante diferentes componentes del mecanismo de ajuste osmótico como estrategia para evitar la pérdida de agua ha sido reportado en plantas de tabaco (Cvikrová *et al.*, 2013), manzana (Alizadeh *et al.*, 2011) y jatrofa (Madeiros *et al.*, 2012) sometidas a déficit hídrico.

En general, en plantas se reconocen varios efectos de los solutos compatibles, estos azúcares se unen con las cabezas polares de los fosfolípidos para reducir la fusión de la membrana (Hmida-Sayari *et al.*, 2005). Los osmolitos intervienen reemplazando las moléculas de agua que rodean los ácidos nucleicos, las proteínas y los compuestos de membrana y de esta forma aminoran el impacto negativo que ciertos iones acumulados en el citosol pueden causar al desestabilizar dichas estructuras (Madhava

*et al.*, 2006). En adición, participan en la protección de las membranas, estructuras blanco de las especies reactivas de oxígeno generadas por el estrés por sequía (Blokhina *et al.*, 2003, Yordanov *et al.*, 2003, Masoumi *et al.*, 2010). Bajo déficit hídrico, las plantas acumulan la prolina y otros aminoácidos; los cuales pueden actuar como osmolitos regulando el transporte de iones, también tienen importancia en la síntesis y la actividad de ciertas enzimas (Blokhina *et al.*, 2003, Yordanov *et al.*, 2003, Masoumi *et al.*, 2010).

### 1.5.3 Antioxidantes

La producción de ROS en los compartimentos celulares se mantiene bajo un control estricto por la acción de un sistema de antioxidantes que controlan la concentración intracelular de estos; así, durante condiciones óptimas de disponibilidad de agua en el suelo, el balance entre la formación y el consumo de ROS es controlado por proteínas antioxidantes (Shirivali *et al.*, 2003; Cruz de Carvalho, 2008).

El sistema antioxidante es eficiente y también actúa bajo condiciones de déficit hídrico, como estrategia para enfrentar el estrés oxidativo. Las enzimas antioxidantes presentes en los compartimentos celulares son la súper oxido dismutasa (SOD), la catalasa (CAT), la ascorbato peroxidasa (APX), la peroxidasa y la glutatión reductasa, cuya función es actuar limpiando los radicales libres.

La enzima SOD cataliza la reacción en la que el radical  $O_2^-$  es degradado, a partir de la transformación de este en peróxido de Hidrógeno  $H_2O_2$ , el cual posteriormente es destruido a su vez por las enzimas catalasa o glutatión peroxidasa (Shirivali *et al.*, 2003; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007; Cruz de Carvalho, 2008). La catalasa (CAT), es una enzima muy eficiente, que no puede ser saturada por  $H_2O_2$  a ninguna concentración: la CAT cataliza la conversión en  $H_2O$  y  $O_2$ , para proteger a las células del  $H_2O_2$ . Por lo tanto, el  $H_2O_2$  es catabolizado enzimáticamente en plantas por la catalasa y otras peroxidasas. La CAT convierte el  $H_2O_2$  en oxígeno molecular (Shirivali *et al.*, 2003; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007; Cruz de Carvalho, 2008). La ascorbato peroxidasa (APX), elimina el  $H_2O_2$  del citosol y los cloroplastos de plantas superiores (Shirivali *et al.*, 2003; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007; Cruz de Carvalho, 2008). Las enzimas peroxidasas, se encargan de eliminar el  $H_2O_2$  (Yoshida *et al.*, 2003; Cosío y Dunand, 2009). La enzima glutatión peroxidasa (GPX), es un eficiente limpiador de  $H_2O_2$  y otros hidroperóxidos orgánicos, utilizando glutatión reducido (GSH) que es transformado en glutatión oxidado (GSSG) y así participa en la protección de las células vegetales del daño oxidativo (Shirivali *et al.*, 2003; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007; Cruz de Carvalho, 2008).

### 1.5.4 Proteínas con diferentes funciones

Las respuestas que muestran las plantas bajo condiciones de déficit hídrico son reguladas a través de la expresión de un importante número de genes con diferentes funciones (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007). Debido a que durante la condición de déficit hídrico las células pierden agua, los procesos regulatorios desencadenados tienen como finalidad ajustar el metabolismo

celular y proteger la estructura celular del estrés; y de esta manera, conferir a la planta la capacidad de tolerancia (Bray, 1993). En general, las respuestas mostradas por las plantas bajo la condición de estrés hídrico se relacionan con la puesta en marcha de eventos que comprenden desde la percepción del estímulo del estrés, el procesamiento de la señal de estrés percibida previamente, que implica la amplificación de esta y la combinación de la ruta ó rutas de transmisión de la información y por consiguiente, la regulación de la expresión génica (Bray, 1997; Hong-Bo *et al.*, 2006; Hong-Bo *et al.*, 2007).

Las proteínas LEA (“Late Embriogenesis Abundant Proteins”) son un grupo de proteínas cuya síntesis se induce en las plantas bajo estrés osmótico, para proteger las estructuras celulares de los efectos deletéreos de la pérdida de agua (Bray, 1993; Baker *et al.*, 1988). Algunas de las proteínas LEA se acumulan en los tejidos vegetales en respuesta a estrés osmótico, generado por deshidratación, salinidad, frío y congelamiento (Bray, 1993; Moreno-Fonseca y Covarrubias, 2001; Hong-Bo *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2006). Al menos, se conocen seis grupos de genes LEA, de acuerdo a la secuencia de aminoácidos. Entre las funciones de las proteínas LEA se incluyen el secuestro de iones, la protección de otras proteínas y membranas y la renaturalización de proteínas (Bray, 1993; Baker *et al.*, 1988; Hong-Bo *et al.*, 2006; Rorat *et al.*, 2004; Rensink *et al.*, 2005).

Otras proteínas que se sintetizan bajo déficit hídrico, son los factores de transcripción que están involucrados en la activación o inhibición de la expresión de genes, incluidos aquellos relacionados con la respuesta adaptativa de la planta a la condición de estrés (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Shinozaki *et al.*, 2003). Las proteínas quinasas también forman parte de la cascada de señalización inducida por el estrés y están involucradas en la respuesta inicial de las plantas (Boudsocq y Laurière, 2005). En plantas de *Arabidopsis*, los resultados de investigación sugieren la existencia de una cascada de MAPK en respuesta a estrés hídrico y salino, que involucra proteínas AtMPK4 y AtMKK1 (Boudsocq y Laurier, 2005). Igualmente, las proteínas fosfatasa, están involucradas en la regulación de proteínas quinasas y acuaporinas importantes bajo la condición de estrés hídrico y las cuales son activadas por fosforilación.

## 1.6 La papa *Solanum tuberosum* L.

### 1.6.1 Origen, distribución e importancia económica

Las revisiones históricas reportan a los tubérculos de papa como la base alimentaria de las comunidades andinas precolombinas. La principal denominación “tubérculos” fue dada por los indígenas Aymarás y Quetchuas. La mayor variabilidad genética se reporta para Perú y Bolivia, alrededor del lago Titicaca, de donde se extendió a Chile, Ecuador y Colombia, países en los que fue cultivada por las comunidades chibchas (Brown, 1993; Spooner *et al.*, 2005). En el continente europeo, el primer registro es para el año de 1573, en Sevilla (España); este indica, que los tubérculos se utilizaban en la alimentación. El cultivo de papa fue introducido de España a otros países del continente europeo, a Italia en el año 1596, a Inglaterra y Alemania en el año 1601 (Brown, 1993; Estrada, 2000; Rodríguez, 2010).

La producción de tubérculos de papa, ocupa un lugar importante en el sistema de alimentación mundial. Según estadísticas de la FAO (2012), la producción mundial de papa para el año 2012 fue de 364.8 millones de toneladas. Acorde con las estadísticas del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural para el año 2009, en Colombia el área cultivada de papa fue de 123.659 ha año<sup>-1</sup>, con una producción de 2.272.772 toneladas.

Por muchos años la papa se ha consolidado como el alimento esencial de muchas civilizaciones de los continentes americano y Europeo, el cultivo de papa se extendió al mundo entero, y constantemente es objeto de múltiples investigaciones, debido a su gran importancia económica y alimenticia y a sus características nutricionales (Estrada, 2000; Brown, 1993). En la composición nutricional de la papa se destaca la presencia de Carbohidratos, proteínas, vitaminas (Riboflavina, niacina, vitamina A y C, Tiamina, ácido fólico, ácido pantotéico, y minerales (Hierro, calcio, fosforo, magnesio, zinc).

Los usos que se le dan a la papa a nivel mundial incluyen alimentación humana, alimentación animal y como semilla, siendo el más importante el primero. En la alimentación humana, la papa se consume fresca ó procesada, constituyéndose, la papa fresca el renglón más importante de la economía, como importante fuente de almidón y carbohidratos. La tendencia actual de la población mundial a consumir alimentos procesados de fácil y rápido aprovechamiento, determina que el mercado de papa procesada se oriente hacia los productos fritos (en hojuelas y en bastones), congelados y deshidratados en harina (FAO, 2012). *S. tuberosum* L. es altamente exigente en términos de requerimiento hídrico.

### 1.6.2 Características de la planta de papa *Solanum tuberosum* L.

Las plantas de la especie *Solanum tuberosum* L., pertenecen a la familia de las *solanáceas* (Spooner *et al.*, 2005). Son dicotiledóneas herbáceas, con un sistema radical fibroso, originado a partir de los primordios radicales de los brotes que emergen del tubérculo madre (Lujan, 1991; Allen, 1978; Lujan, 1994; Tekalign y Hammes, 2005). Los tallos aéreos de la planta, se originan directamente del tubérculo madre y los secundarios ó ramificaciones que crecen de las yemas axilares de los nudos de los tallos principales. Los estolones, son tallos que se originan de las yemas axilares de los nudos de tallos principales subterráneos, que posteriormente desarrollaran los tubérculos, ó tallos de almacenamiento (Lujan, 1991; Allen, 1978; Lujan, 1994; Tekalign y Hammes, 2005; Rodríguez, 2010). Las hojas son compuestas, alternas e insertas a los nudos del tallo en forma espiral; el raquis es la parte central de la lámina sobre el cual se desarrollan los foliolos y pseudoestípulas cuyas funciones involucran la absorción de radiación fotosintéticamente activa (RFA) y la incorporación de CO<sub>2</sub> para el proceso de fotosíntesis foliar (Allen, 1978; Lujan, 1994; Tekalign y Hammes, 2005). Las flores son bisexuales con cáliz, corola, androceo y gineceo; que en conjunto forman una inflorescencia cimosa. Los frutos, son bayas con numerosas semillas de importancia para la reproducción sexual de la especie (Lujan, 1991; Allen, 1978; Lujan, 1994; Rodríguez, 2010).

### 1.6.3 Estados fenológicos de desarrollo de *Solanum tuberosum* L.

Las plantas de papa se establecen, sembrando tubérculos semilla, a partir de los cuales crecen uno ó múltiples brotes, dependiendo de la dominancia apical (Allen, 1978; Meier, 2001). En el estadio de brotación, los carbohidratos almacenados en los tubérculos son la principal fuente para el crecimiento de tallos aéreos. Paralelamente al crecimiento de los brotes, en el desarrollo de partes vegetativas, ocurre la formación de hojas inicialmente desde primordios foliares hasta desarrollo de hojas completas (Allen, 1978; Meier, 2001; Sonnewald, 2001; Rodríguez, 2006). El crecimiento foliar continua durante el ciclo biológico hasta que las plantas alcanzan la madurez fisiológica (Allen, 1978; Meier, 2001; Sonnewald, 2001; Vreugdenhil *et al.*, 2007). Con el establecimiento de las plantas ocurren discretos procesos fisiológicos de síntesis, translocación y acumulación de materia seca en los órganos de la planta. Durante el desarrollo de partes vegetativas cosechables, los estolones inician la acumulación de almidón en un localizado abultamiento ubicado entre el octavo y el doceavo entrenudo desde el ápice del estolón) (Allen, 1978; Meier, 2001). Los entrenudos sucesivos de la punta del estolón crecen longitudinal y radialmente por división y expansión celular hasta alcanzar el crecimiento completo de los tubérculos. Los puntos de crecimiento (ojos) de los tubérculos están arreglados en filotaxis espiral y de estos se originan las yemas axilares, que diferencian los primordios foliares que crecen de hasta formar las hojas compuestas (Menzel, 1985; Lujan, 1991; Lujan, 1994; Sonnewald, 2001; Meier, 2001; Rodríguez, 2010). En el llenado de los tubérculos, la distribución de foto-asimilados desde las hojas fotosintéticas asegura la formación de los tubérculos. Cuando el llenado de tubérculos ha finalizado, se presentan discretos cambios a nivel bioquímico y anatómico, incluyendo el desarrollo de la cáscara o peridermis (Menzel, 1985; Lujan, 1994; Meier, 2001; Sonnewald, 2001). Durante el almacenamiento, después de la cosecha, los tubérculos inician el período de dormancia; solamente unas semanas después, se reanuda el crecimiento de brotes cuando la dormancia ha finalizado. El porcentaje y modelo de crecimiento de yemas están determinados por la duración y la temperatura de almacenamiento (Menzel, 1985). Al final del ciclo, ocurre la floración de las plantas y la reproducción sexual, que conducen a la formación de semillas viables. Cuando el cultivo de papa alcanza la madurez fisiológica ingresa en senescencia, en este estadio, los órganos de la planta, adquieren una apariencia seca y blanquecina, que indica la pérdida de clorofila, del RNA y las proteínas (Allen, 1978; Meier, 2001; Allen & Scott, 1980; Rodríguez, 2010).

#### 1.6.3.1 La temperatura y los grados día crecimiento (GDC) para las plantas de papa

El efecto de la temperatura sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas de papa ha sido documentado por varios autores (Hancock *et al.*, 2014; Hancock *et al.*, 2014; Mazurczyk *et al.*, 2003; Timlin *et al.*, 2006; Struik, 1989), *Arabidopsis* (Springate y Kover, 2014). De esta manera, las variaciones en la temperatura pueden impactar negativamente la productividad de los cultivos de papa. Según Rivero *et al.*, (2013) y Struik (1989) las plantas de papa requieren un rango de temperatura óptima (25°C) para los procesos de crecimiento y desarrollo. Struik (1989) afirma que la temperatura puede afectar la duración de diferentes etapas fenológicas en las plantas de papa; de esta manera la brotación y formación de las hojas ocurre a una tasa óptima a temperatura de 20°C, mientras a temperaturas de 30°C se incrementa la producción de plantas más

altas y ramificadas en las que la duración del follaje verde puede reducirse por senescencia foliar temprana. Se afirma también que *S. tuberosum* spp. *tuberosum* es una especie que requiere día corto para inducción de la tuberización y la floración (Almekinders y Struik *et al.*, 1996). La máxima tasa de crecimiento en cultivos de papa ha sido reportada en el rango de temperatura entre los 14 y los 28°C (Struik *et al.*, 1989; Mazurczyk *et al.*, 2003); aunque, a temperatura de 28°C la duración del periodo de emergencia a florecencia se acorta y la longitud del periodo de tuberización es mayor (Timlin *et al.*, 2006; Struik *et al.*, 1989). Igualmente, se ha documentado que la temperatura óptima para que ocurra la fotosíntesis foliar es de 24° (Struik *et al.*, 1989; Timlin *et al.*, 2006); mientras el incremento moderado en la temperatura en plantas de papa, reduce la fotosíntesis (Prange *et al.*, 1990; Struik *et al.*, 1989; Dwelle *et al.*, 1981), acorde con la reducción en los niveles de pigmentos fotosintéticos como clorofila a, clorofila b y carotenoides (Hancock *et al.*, 2014) y daño del fotosistema II (Prange *et al.*, 1990). De forma complementaria, se ha reportado incremento en la respiración de mantenimiento en plantas de papa por efecto del incremento en la temperatura (Prange *et al.*, 1990; Timlin *et al.*, 2006). Así mismo, la acumulación de materia seca en hojas se incrementa con la subsecuente reducción en la partición del carbono hacia los tubérculos, lo que reduce el peso fresco de los tubérculos (Hancock *et al.*, 2014; Struik, 1989). La duración del periodo de crecimiento vegetativo es determinante de la producción de material seco en los tubérculos (Mazurczyk *et al.*, 2003).

La influencia que ejerce la temperatura sobre procesos inherentes al crecimiento y desarrollo de las plantas de papa, puede ser analizada por la acumulación de calor ó grados día requeridos para que la planta de papa alcance una etapa fenológica específica (Struik, 1989; Mazurczyk *et al.*, 2003, Bonhomme, 2000). Es decir, que para registrar cuanto tiempo tarda una especie vegetal para pasar de un estado de desarrollo a otro, se utilizan los grados día que la planta requiere acumular, para alcanzar un estado fenológico (Villaseca *et al.*, 1986). Aunque varios autores han estudiado la respuesta de las plantas de papa frente a variaciones de temperatura, no se conocen trabajos en los que se definan los grados día requeridos para que plantas de papa de variedades colombianas alcancen los diferentes estados fenológicos; información fundamental para predecir la ocurrencia de estados de desarrollo específicos que permitan tomar decisiones e implementar estrategias de manejo en los cultivos. Se denomina temperatura base a la temperatura mínima necesaria para que un proceso específico ocurra; mientras la temperatura óptima es aquella a la cual, un proceso alcanza la tasa máxima (Bonhomme, 2000).



## **2. Cambios en el contenido relativo de agua, parámetros relacionados con la fotosíntesis, temperatura foliar y crecimiento en tres variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) inducidos por déficit hídrico y re-hidratación**

### **2.1 Resumen**

El déficit hídrico es un estrés que reduce significativamente el rendimiento de los cultivos de papa. La hipótesis planteada fue que con base en el comportamiento de las variedades en las zonas de producción, las tres variedades de *Solanum tuberosum* L. presentarían respuesta diferencial a un período de déficit hídrico por suspensión del riego. El objetivo fue analizar los efectos y respuesta de plantas de papa de tres variedades Andinas de *S. tuberosum* L.: Diacol Capiro, Pastusa Suprema y Esmeralda a estrés hídrico e identificar los rasgos de tolerancia al estrés. Los tratamientos se dispusieron en el arreglo de parcelas divididas bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; en la parcela principal se ubicaron las variedades y en la subparcela el estado hídrico (déficit hídrico o irrigado). Las plantas irrigadas mantuvieron el  $\Psi_h$  foliar en valores cercanos a 0 MPa y un potencial matricial del suelo en valores cercanos a 0 KPa durante todo el ciclo de vida. El tratamiento de déficit hídrico se impuso por suspensión de riego a los 74 días después de siembra (dds) durante el estado de inducción de tuberización. El estrés hídrico se aplicó en un período corto de tiempo, 4 a 6 días, hasta alcanzar en el suelo valores cercanos a -45 Kilopascales, que son considerados como causantes de estrés hídrico en papa. El déficit hídrico también se determinó midiendo el potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) hasta valores más negativos a -1.6 MPa, como el punto de marchitez permanente para plantas de papa, después de lo cual las plantas fueron rehidratadas. Las tres variedades sin riego disminuyeron el  $\Psi_h$  foliar a partir del primer día hasta un valor cercano de -2.0 MPa en periodo de tiempo diferente: 4 días para D. Capiro, 5 días para P. Suprema y 6 días para Esmeralda. La fotosíntesis neta (A), la conductancia estomática (gs) y la transpiración (E) en las plantas bajo déficit hídrico disminuyeron a partir del primer día de suspensión de riego, siendo la más baja reducción en A para Esmeralda. La eficiencia en el uso del agua intrínseca (WUEi) fue mayor en Esmeralda y menor en D. Capiro. La eficiencia fotoquímica PSII (Fv/Fm) presentó valores superiores a 0.8 para todas las variedades, lo que sugiere la ausencia de limitaciones no estomáticas relacionadas con daño al aparato fotosintético. No se presentaron diferencias entre plantas irrigadas y las de déficit en cuanto a la cobertura de la raíz ó masa seca de la raíz. No se presentaron diferencias en el rendimiento potencial

entre variedades. Las tres variedades de papa pueden tolerar potenciales hídricos foliares que han sido asociados con marchitez permanente en otras variedades sin presentar respuestas asociadas con este nivel de estrés, como el daño al aparato fotosintético. Aunque, las variedades fueron sometidas a potenciales hídricos foliares más negativos al punto de marchitez permanente en un período corto de tiempo, estas tuvieron la capacidad para generar respuestas que les permitieron tolerar el estrés.

**Palabras clave:** sequía, clorofila, carotenoides, transpiración, rendimiento

## Abstract

Water stress is a stress which significantly reduces the yield of potato crops. The hypothesis was that based on the performance of the varieties in the production areas, the three varieties of *Solanum tuberosum* L. showed differential response to a period of water deficit by irrigation suspension. The objective was to analyze the effects and response of potato plants of three Andean potato varieties of *Solanum tuberosum* L.: Diacol Capiro, Pastusa Suprema and Esmeralda water stressed and identify stress tolerance trait. The treatments were arranged in split arrangement under the design of randomized complete block with three replicates plots; varieties in the main plot and subplot water status (water deficit or irrigated). Irrigated plants maintained  $\Psi_h$  foliar at values close to 0 MPa and soil matric potential near 0 kPa throughout the life cycle. The drought treatment was imposed by suspending irrigation at 74 days after sowing (DAS) for the state tuber induction. Water stress was applied in a short time, 4 to 6 days until on the floor near -45 Kilopascals values, which they are considered as causing water stress in potato. The stress level was also determined measuring the leaf water potential ( $\Psi_h$ ) to most negative value to -1.6 MPa, as the wilting point for potato plants. The drought treatment was performed until a  $\Psi_h$  close to -2.0 MPa, after which the plants were rehydrated. The three varieties without irrigation leaf  $\Psi_h$  decreased from the first day to a value close to -2.0 MPa in different time period: 4 days for D. Capiro, five days for P. Supreme and six days for Esmeralda. The values of net photosynthesis (A), stomatal conductance ( $g_s$ ) and transpiration (E) in the plants without water decreased starting on the first day without irrigation, but the smallest decrease in A was seen in the variety Esmeralda. The intrinsic water use efficiency (WUEi) was higher in Esmeralda and lower in D. Capiro. The PSII photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) presented values above 0.8 for all of the varieties, suggesting the absence of non-stomatal limitations related damage to the photosynthetic apparatus. There were no differences between irrigated plants and plants subjected to water deficit in terms of the above-ground or root dry mass. No differences in yield potential varieties were presented entre. The three varieties of potato can tolerate leaf water potentials that have been associated with severe water stress in other varieties without submitting responses associated with this level of stress, such as damage to the photosynthetic apparatus. Although, the varieties were subjected to more negative the wilting point leaf water potential in a short period of time, these had the capacity to generate responses which allowed them to tolerate stress.

**Keywords:** drought, chlorophyll, carotenoids, transpiration, yield

## 2.2 Introducción

El cambio climático ha generado un incremento de temperatura que ha causado modificaciones en el régimen hidrológico y en los patrones de precipitación a nivel mundial (Arnell, 2004; Hitz y Smith, 2004). Estas variaciones climáticas han causado, en muchas regiones, una disminución en la disponibilidad de agua para la agricultura ocasionando eventos frecuentes de déficit hídrico en las plantas cultivadas (Oky y Kanae, 2006, Mal *et al.*, 2006). Esta situación ha llevado a que el déficit hídrico se convierta en uno de los principales estreses abióticos limitantes de la producción agrícola (Zoebl, 2006).

El estrés por déficit hídrico reduce el crecimiento de las plantas como resultado de la reducción de la fotosíntesis, causada principalmente por una limitación estomática (Shao *et al.*, 2008; Parent *et al.*, 2014; Pantin *et al.*, 2013). La disminución del potencial hídrico en la planta generada por el déficit hídrico aumenta los niveles de la hormona ácido abscísico (ABA) la cual induce el cierre estomático como una respuesta temprana de defensa al estrés (Macková *et al.*, 2013; Munné-Boscha *et al.*, 2009; Brodrib *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2010). La disminución de la conductancia estomática reduce la pérdida de agua por transpiración permitiéndole a la planta mantener un estado hídrico compatible con el metabolismo celular (Liu *et al.*, 2005; Lahlou *et al.*, 2003; Ahmadi *et al.*, 2010; Gallé *et al.*, 2013; Sreenivasulu *et al.*, 2012). Sin embargo, la baja conductancia estomática también disminuye la toma de CO<sub>2</sub>, reduciendo la producción de fotoasimilados y por ende el crecimiento de la planta (Kim *et al.*, 2005; Kulkarni y Phalke, 2009; Tourneux y Peltier, 1995; Tourneux *et al.*, 2003). La disminución en la tasa de fotosíntesis en condiciones de déficit hídrico ha sido reportada en plantas como tomate (Bray 1998), frijol (Zlatev y Yordanov, 2004), maíz (Homayoun *et al.*, 2011), melón (Sanda *et al.*, 2011), caña de azúcar (Graca *et al.*, 2010), sorgo (Zegada-Lizarazo y Monti 2013), papa (Iernay Mauromicale, 2006) y trigo (Bayramov *et al.*, 2010). Igualmente, el cierre estomático produce un incremento en la temperatura de la hoja por la reducción en la transpiración (Miyashita *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2011; Palla *et al.*, 1967; Lu y Zhang 1999) como se ha observado en plantas de trigo (Lu y Zhang 1999), frijol (Miyashita *et al.*, 2005) y maíz (Liu *et al.*, 2011).

Cuando el estrés hídrico es severo además de la limitación estomática de la fotosíntesis, también se han reportado limitaciones de tipo no estomático relacionadas con daño al aparato fotosintético (Coleman, 2008, Sanda *et al.*, 2011, Noctor *et al.*, 2014). Estas limitaciones disminuyen la eficiencia en la transferencia de electrones, causando una disminución en la producción de NADPH y ATP, compuestos requeridos en el ciclo de Calvin (Garg *et al.*, 2002, Kim *et al.*, 2005, Li *et al.*, 2006, Munné-Boscha *et al.*, 2009). Estas limitaciones causan un desbalance entre las dos fases de la fotosíntesis, lo que genera una sobre-reducción de la cadena transportadora de electrones y un incremento en la producción de Especies Reactivas de Oxígeno (ROS) (Noctor *et al.*, 2014).

Las ROS pueden alterar el funcionamiento normal de las plantas debido al daño que causan en lípidos, proteínas, ácidos nucleicos, pigmentos fotosintéticos y enzimas (Cruz de Carvalho, 2008; Mittler, 2002; Kar, 2011; Noctor *et al.*, 2014). Uno de los

principales daños causados por las ROS, durante el estrés hídrico, es la peroxidación de lípidos que disminuye la estabilidad de las membranas celulares y altera su permeabilidad modificando el metabolismo celular (Yordanov, 2003). De esta manera, las ROS pueden afectar la fotosíntesis debido al daño en las membranas del tilacoide que altera la estabilidad del aparato fotosintético (Sanda *et al.*, 201, Noctor *et al.*, 2014). Igualmente las ROS degradan pigmentos fotosintéticos como las clorofilas, durante el estrés hídrico reduciendo significativamente su contenido (Herbinger *et al.*, 2002, Kirdmanee, 2008, Zaefizadeh *et al.*, 2010). La disminución en la concentración de clorofilas en estrés hídrico ha sido reportada en plantas de algodón (Deeba *et al.*, 2012), Jatropha (Silva *et al.*, 2012), girasol (Ghobadi *et al.*, 2013) y olivo (Pierantozzi *et al.*, 2013), esta disminución puede ser causada tanto por las ROS como por el aumento de la actividad de la enzima clorofilasa (Eckardt, 2009). La disminución en la concentración de clorofilas también se ha asociado a la disminución en la fotosíntesis (Deeba *et al.*, 2012, Mafakheri *et al.*, 2011, Ghobadi *et al.*, 2013).

Con el fin de superar el estrés oxidativo, la planta ha desarrollado mecanismos de defensa antioxidante de carácter enzimático y no enzimático para detoxificar las ROS (Havaux y Niyogi, 1999, Cruz de Carvalho, 2008, Noctor *et al.*, 2014, Elsheery y Cao, 2008, Cazzonelli, 2011). Dentro de los antioxidantes no enzimáticos, los carotenoides son particularmente importantes ya que disminuyen las ROS (Cazzonelli, 2011, Mortensen y Skibsted, 1997) y también la sobre-reducción de la cadena transportadora de electrones, a través de la disipación térmica (Cazzonelli, 2011, Jones, 2013; Havaux y Niyogi, 1999).

La disminución de la fotosíntesis por el estrés hídrico, reduce el crecimiento afectando parámetros como el área foliar, la masa seca total y la distribución de fotoasimilados (Germ *et al.*, 2007; Medeiros *et al.*, 2012). Este efecto negativo en el crecimiento ha sido reportado para plantas como papa (Germ *et al.*, 2007, Iernay Mauromicale, 2006, Lahlou *et al.*, 2003), jatropha (Díaz-López, 2012) y sorgo (Zegada-Lizaraso y Monti, 2013). Sin embargo, se han observado diferencias en el efecto que causa el estrés hídrico tanto entre especies como entre cultivares de una misma especie (Homayoun *et al.*, 2011, Sánchez-Rodríguez, 2010, Graca *et al.*, 2010). Varios estudios han permitido identificar genotipos con diferentes grados de tolerancia al estrés hídrico en plantas como papa (Jefferies, 1993, Lahlou, 2003, Liu *et al.*, 2005, Bonilla, 2009), tomate (Sánchez-Rodríguez, 2010), maíz (Homayoun *et al.*, 2011) y caña de azúcar (Graca *et al.*, 2010). Estos genotipos presentan mecanismos de tolerancia relacionados con cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010) y moleculares para reducir la pérdida de agua o para proteger las moléculas y estructuras celulares del daño causado por el estrés (Munné-Boscha *et al.*, 2009; Kulkarni y Phalke, 2009; Yuan *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2006; Haverkort *et al.*, 1990; Jefferies y Macerron, 1987). Igualmente, bajo restricción hídrica, la tolerancia, en algunos genotipos, se ha asociado con la capacidad rápida de recuperación después de rehidratación (Zegada-Lizarazu y Monti, 2013, Sanda *et al.*, 2012, Hu *et al.*, 2010).

*Solanum tuberosum* L. es una especie originaria de la región andina de América del Sur, ampliamente cultivada en el mundo y con una gran importancia en la seguridad alimentaria (Kiuper *et al.*, 2001). Se ha reportado que el estrés hídrico disminuye considerablemente su rendimiento convirtiéndose en una limitante para la producción de este cultivo (Tourneux *et al.*, 2003, Ierna y Mauromicale, 2006, Bonilla, 2009, Lahlou *et*

*al.*, 2003). En Colombia y en otros países de América del Sur, *S. tuberosum* L. es cultivada en zonas altas de topografía montañosa, con poca o ninguna disponibilidad de riego lo que hace que este cultivo sea sometido frecuentemente a condiciones de déficit hídrico. Algunos estudios han reportado que el déficit hídrico en *S. tuberosum* L. induce reducción en el potencial hídrico foliar y de la raíz, la conductancia estomática, la fotosíntesis, el crecimiento y el rendimiento (Ancasi *et al.*, 2012, Bonilla, 2009, Ekanayake 1994). Sin embargo, actualmente no hay estudios sobre el efecto del déficit hídrico en las variedades de interés comercial para Colombia que sirvan como base para implementar estrategias con el fin de reducir las pérdidas económicas causadas por este estrés. En este estudio, con el propósito de generar información acerca de los efectos del estrés hídrico y los mecanismos de tolerancia de las variedades colombianas de papa, se caracterizó la respuesta fisiológica de tres variedades de papa *S. tuberosum* L. sometidas a déficit hídrico y recuperación a partir de parámetros relacionados con estado hídrico, la fotosíntesis y parámetros de crecimiento y rendimiento.

## 2.3 Materiales y métodos

### *Material vegetal y condiciones experimentales*

El estudio se realizó en el año 2013, en invernadero de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia a 2.600 msnm. Tubérculos semilla de 50 ( $\pm 10$ ) g de las variedades de papa (*S. tuberosum* L.) Diacol Capiro (C), Pastusa Suprema (S) y Esmeralda (E) fueron sembradas en bolsas plásticas negras con 5 kg de suelo franco limoso con pH 6.3 (anexo 1). Las unidades experimentales consistieron de 12 plantas dispuestas en área de 4.80 m<sup>2</sup> con distancia entre plantas de 0.80 m y entre plantas de 0.40 m. Desde el momento de la siembra, las plantas fueron regadas con 800 mL de agua cada tercer día manteniendo el potencial mátrico del suelo ( $\Psi_s$ ) a valores cercanos a 0.0 MPa para garantizar la emergencia y crecimiento de las plantas hasta la aplicación de tratamientos de estado hídrico déficit hídrico o bien irrigado.

El manejo agronómico se realizó de acuerdo a las recomendaciones comerciales (Ñustez 2013, com. pers.); de la siguiente manera, cada planta fue fertilizada con 15 g de Abocol® 10-30-10 (N-P-K), aplicado a la siembra y 15 g en el aporque, 5g de Agrimins®, Omex bio 8® (1cm<sup>3</sup> L<sup>-1</sup>) aplicados a los 60 dds. Durante el experimento, se registraron diariamente las temperaturas mínimas y máximas y la humedad relativa con estación climática (µMetos®, referencia MCR200, Austria) instalada a 0.50 m del suelo (Fig 2-1A). El déficit de presión de vapor (DPV) promedio (Fig 2-1B) se calculó por el método propuesto por Allen *et al.*, (2006) y Santos *et al.*, (2013).

Los tratamientos se dispusieron en el arreglo de parcelas divididas bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; en la parcela principal las variedades y en la subparcela el estado hídrico (déficit hídrico o irrigado). Las plantas irrigadas mantuvieron el  $\Psi_h$  foliar en 0 MPa y un potencial matricial del suelo cercano a 0 KPa durante todo el ciclo de vida. El tratamiento de déficit hídrico se impuso por suspensión de riego a los 74 días después de siembra (dds) durante el estado de inducción de tuberización, estado de desarrollo reportado por varios autores como el estado más susceptible a la sequía en plantas de papa, debido a que el estrés en este punto reduce el

rendimiento (Liu *et al.*, 2005; Teixeira y Pereira, 2007; King *et al.*, 2003). El estrés hídrico se aplicó en un período corto de tiempo, 4 a 6 días, hasta alcanzar en el suelo valores cercanos a -45 KPa (Fig 2-2), que son considerados como causantes de estrés hídrico en papa (Kawakami *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2007; Aksic *et al.*, 2014). El nivel de estrés también se determinó midiendo el potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ), se han reportado valores más negativos a -1.6 MPa, como el punto de marchitez permanente para plantas de papa (Vos y Haverkort 2007 y Jensen *et al.*, 2010; Rolando *et al.*, 2015). El tratamiento de déficit hídrico se realizó hasta alcanzar un  $\Psi_h$  cercano a -2.0 MPa (Fig 2-3<sup>a</sup>), después de lo cual las plantas fueron rehidratadas.

#### *Estado hídrico de la hoja*

El  $\Psi_h$  y el CRA fueron medidos al medio día (12:00 m - 2:00 pm) en la hoja 5 ó 6 completamente expandida (CE) en seis plantas por tratamiento. El  $\Psi_h$  se midió con cámara de presión Scholander (PMS Model 615, CA). El contenido relativo de agua (CRA) se midió según Liu *et al.*, (2005).  $CRA (\%) = [(FW - DW)/(TW - DW)] \times 100$ , donde FW es el peso fresco de la hoja, TW es el peso turgente, obtenido después de rehidratar la hoja en agua destilada a 20°C, por 24 horas y DW es el peso seco de la hoja obtenido después de llevar el tejido a peso constante en una estufa a 80°C.

#### *Parámetros relacionados con la fotosíntesis*

Se registro la variación diurna de la fotosíntesis neta, la conductancia estomática y la transpiración en el periodo comprendido entre las 6:00 a.m y las 5:00 p.m en tres plantas por variedad con sistema de fotosíntesis neta (LCpro-SD, Portable BioScientific, UK) con concentración  $CO_2$  de  $400 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Igualmente entre las 9:00 a.m y las 2:00 p.m, se realizaron curvas de saturación fotosintética, para ello se registro la fotosíntesis en respuesta la densidad de flujo fotosintético entre 1900 y  $50 \mu\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en tres plantas diferentes por variedad, con sistema de fotosíntesis neta (LCpro-SD, Portable BioScientific, UK) con concentración  $CO_2$  de  $400 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , para establecer el punto de compensación lumínico, el punto de saturación de luz y la fotosíntesis (Melgarejo *et al.*, 2010). Así mismo, la fotosíntesis neta (A), la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la transpiración (E) se midieron en la hoja 5 ó 6 completamente expandida, en seis plantas por tratamiento, entre las 9:00 y las 11:30 a.m, usando un sistema de fotosíntesis neta (LCpro-SD, Portable BioScientific, UK). Se utilizó una concentración de  $CO_2$  de  $400 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y una densidad de flujo fotosintético de  $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Como parámetro derivado de A neta y  $g_s$  se calculó la eficiencia en el uso de agua intrínseca (WUEi).

#### *Parámetros de la fluorescencia*

La fluorescencia de la clorofila a se determinó con un fluorómetro portátil (Mini-PAM; Walz, Effeltrich®, Alemania). El rendimiento máximo del quantum del PSII ( $F_v/F_m$ ), se midió en la superficie adaxial de las hojas donde previamente se midió la fotosíntesis neta. Antes de la medición las hojas se acondicionaron por 45 minutos en oscuridad. Posteriormente, las moléculas de clorofila fueron excitadas por 0.8 segundos con luz actínica de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . También se registraron las variables de tasa de transporte de electrones (TTE), eficiencia cuántica efectiva del fotosistema II ( $Y(II)$ ), coeficiente de disipación fotoquímica (qP) y coeficiente de disipación no fotoquímica NPQ (Maxel y Johnson, 2000; Zlatev y Yordanov, 2004).

#### *Pigmentos fotosintéticos: s a, b, relación clorofila a/b y total y carotenoides*

Los pigmentos fueron extraídos con acetona al 80% y la absorbancia del sobrenadante se leyó a 663, 647 y 470 nm. Los pigmentos fueron determinados en seis plantas por tratamiento. La concentración de clorofila a (CHa), clorofila b (CHb), clorofila total y carotenoides (Car) se determinó por el método espectrofotométrico (Lichtenthaler 1987). Con los datos obtenidos se determinó la relación clorofila a/ clorofila b (CHa/CHb).

#### *Temperatura de la hoja*

La temperatura de la hoja se midió usando un termómetro infrarrojo manual (modelo HD550, Extech®, USA), manteniendo la orientación natural de la hoja con respecto al sol para evitar efectos de la sombra. Se hicieron 5 mediciones por hoja.

#### *Parámetros de crecimiento y rendimiento*

A los 123 dds, en dos plantas por tratamiento se registraron los parámetros de crecimiento: longitud del tallo (LT), desde el cuello hasta el meristemo apical del tallo; el área foliar (AF), con el medidor (LI-3000C; LICOR, USA), la masa seca de la raíz (MSR), del tallo (MSTa), hojas (MSH), total (MST) y tubérculos (MSTub) después de colocar el material vegetal por 72 h a 60°C en Incubadora (Termolyne®, USA) hasta obtener peso seco constante, el cual se obtuvo con balanza analítica (Adventurer Ohaus®, USA). Se determinó relación raíz/parte aérea. El rendimiento potencial en peso fresco del tubérculo por sitio (RT) se determinó a los 164 dds en 10 plantas por tratamiento.

#### *Análisis estadístico*

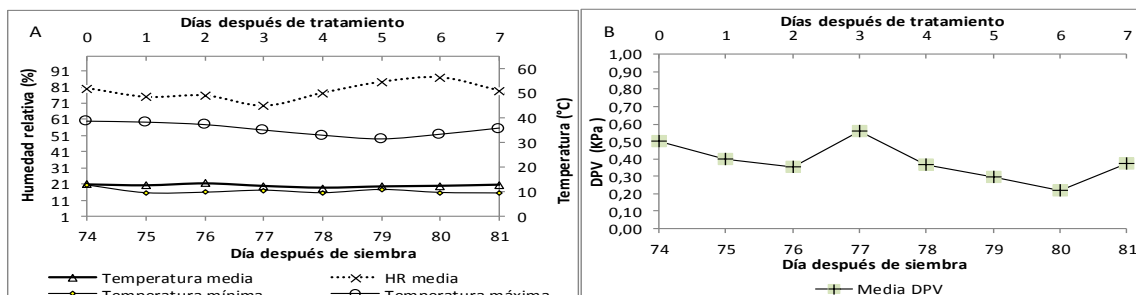
Los datos fueron sometidos a un análisis de varianza (ANOVA) para determinar el efecto de las variedades y los tratamientos en las variables analizadas. Las diferencias entre las medias de las variedades y tratamientos fueron analizadas con una prueba de rango múltiple de Tukey ( $p < 0.05$ ), posterior a esto se realizó correlación de Pearson entre parámetros fisiológicos usando el programa R. Así mismo, se realizaron regresiones lineales entre parámetros fisiológicos. El índice de tolerancia a déficit hídrico DTI para los parámetros fisiológicos se calculó a partir de la fórmula propuesta por Cabello *et al* (2013):  $DTI = Y_{pi} \times Y_{si}/Y_p^2$ ; donde  $Y_{pi}$  es el valor registrado para un parámetro fisiológico en una variedad bajo irrigación,  $Y_{si}$  es el valor registrado para un parámetro fisiológico de una variedad bajo déficit hídrico y  $Y_p$  es el valor promedio del parámetro fisiológico de las variedades bajo irrigación.

## **2.4 Resultados**

#### *Variables climáticas*

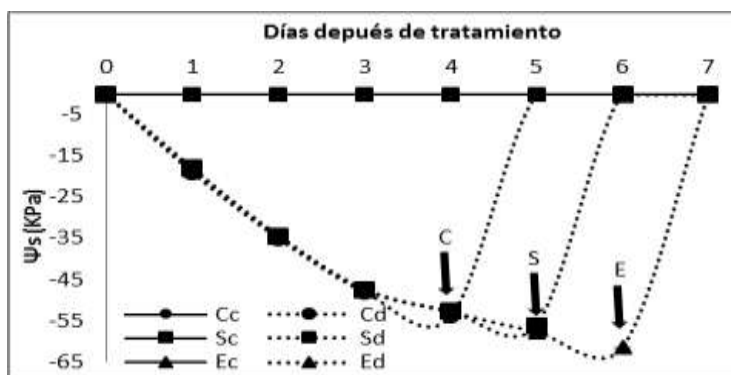
Durante el experimento, la temperatura mínima del aire tuvo variaciones moderadas en el rango entre 9.7 y 12.8°C, con promedio de 10.54 ( $\pm 1.3$ ); así mismo, la temperatura máxima osciló en el rango entre 31.3 a 38.5°C, con promedio de 34.51 ( $\pm 3$ )°C; mientras la temperatura promedio presentó moderada variación entre 18.6 y

los 20.6°C. La HR promedio osciló moderada entre 69.5 y 89.3%; mientras la HR mínima y máxima promedio fueron de 44.25 ( $\pm 10.2$ ) y 98.81 ( $\pm 1.56$ )% respectivamente (Fig. 2-1A). La temperatura y HR mínima se registraron durante el día entre las 1:00 p.m y las 3:00 p.m; mientras la temperatura y HR máximas se registraron durante la noche entre la 12:00 p.m y las 4.00 a.m. Durante el periodo de evaluación, el DPV presentó variaciones moderadas en el rango de 0.30 a 0.50 KPa (Fig. 2-1B).



**Figura 2-1.** A.Temperatura media, mínima y máxima promedio del aire (°C), Humedad relativa media (%) y B. DPV medio (KPa), días después de tratamientos.

El potencial mátrico del suelo se redujo progresivamente hasta valores de -54KPa para D. Capiro, -56 KPa para P. Suprema y -61 KPa para Esmeralda en periodos de tiempo de 4, 5 y 6 días respectivamente (Fig. 2-2).



**Figura 2-2.** Potencial mátrico de suelo en kilopascales, días después de tratamientos.

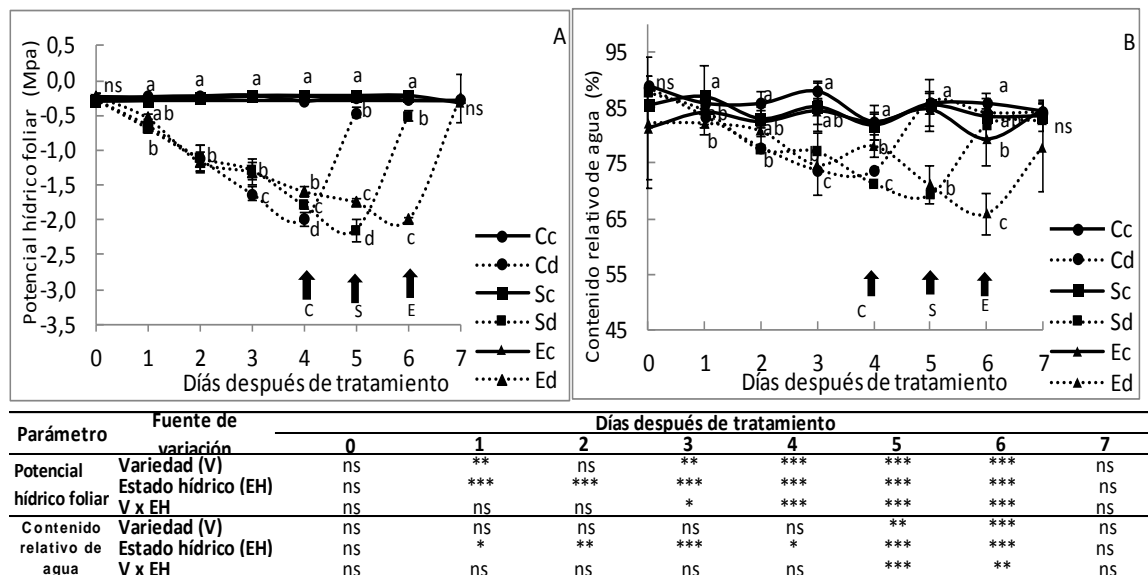
### Parámetros relacionados con el estado hídrico de la hoja

Se presentó una reducción significativa ( $P \leq 0.001$ ) en el  $\Psi_h$  y el CRA en las tres variedades sometidas a déficit hídrico (Fig. 2-3). Un valor de  $\Psi_h$  cercano a -2.0 MPa, se registró a los 4 días para D. Capiro (-1.99 Mpa), a los 5 días para P. Suprema (-2.15 Mpa) y a los 6 días para Esmeralda (-2.0 Mpa). Un día después de la rehidratación el  $\Psi_h$  aumentó para las tres variedades, siendo de -0.46MPa en Capiro, -0.51 MPa en Suprema y -0.26 MPa en Esmeralda. Las plantas bien irrigadas de las tres variedades presentaron  $\Psi_h$  foliares entre -0.28 Mpa y -0.23 Mpa sin diferencias significativas. Al primer día de recuperación las plantas sometidas a déficit hídrico restauraron el  $\Psi_h$  foliar a -0.46 MPa para D.Capiro y -0.51 MPa para P.



Suprema a valores cercanos a las plantas irrigadas (-0.28 y -0.23 MPa); mientras Esmeralda sin riego igualó el  $\Psi_h$  foliar a las irrigadas (-0.26 MPa).

En general, se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) en CRA entre las plantas irrigadas y en déficit de riego en cada variedad, los días 2 (excepto P. Suprema y Esmeralda), 3, 5 (excepto D. Capiro) y 6 (excepto D. Capiro y P. Suprema) siendo el CRA más alta en las plantas irrigadas. Las tres variedades en condiciones irrigadas no presentaron diferencias significativas en CRA ningún día con valores entre 79 y 88%. En condiciones de déficit de riego (del 0 al 4 día) las variedad D. Capiro (de 89.07 a 73.63%) y P. Suprema (de 87.86 a 71.39%) disminuyeron más el CRA comparadas con Esmeralda cuya disminución fue menor (de 82.31 a 78.12%). Los valores del CRA para las plantas estresadas disminuyeron significativamente hasta el día en el que alcanzaron los menores potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) foliares con CRA de 73.63% para D.Capiro ( $\Psi_h = -1.99$  MPa) a los 4 días, 69.23% para P.Suprema ( $\Psi_h = -2.15$  MPa), a los 5 días y 65.88% para Esmeralda ( $\Psi_h = -2.00$  MPa) a los 6 días (Fig. 2B). Así mismo, cuando las plantas alcanzaron los más bajos  $\Psi_h$  foliares, el CRA se redujo con respecto a las plantas irrigadas el 10.79% en D. Capiro, el 19.01% en P. Suprema y el 17,01% en Esmeralda. Así mismo, por día de déficit de riego las variedades redujeron el CRA en 0.021 g (Esmeralda), 0.039 g (P. Suprema) y 0.038 g (D. Capiro). Un día después de la rehidratación los valores de CRA se recuperaron con respecto a las plantas irrigadas el 100% para D. Capiro, 98% para P. Suprema y 92.09% para Esmeralda.



**Figura 2-3.** Estado hídrico de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) y Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. A. Potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_h$ ). B. Contenido relativo de agua (CRA). c: bien regadas, d sometidas a déficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre las tres variedades a un día de tratamiento. Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

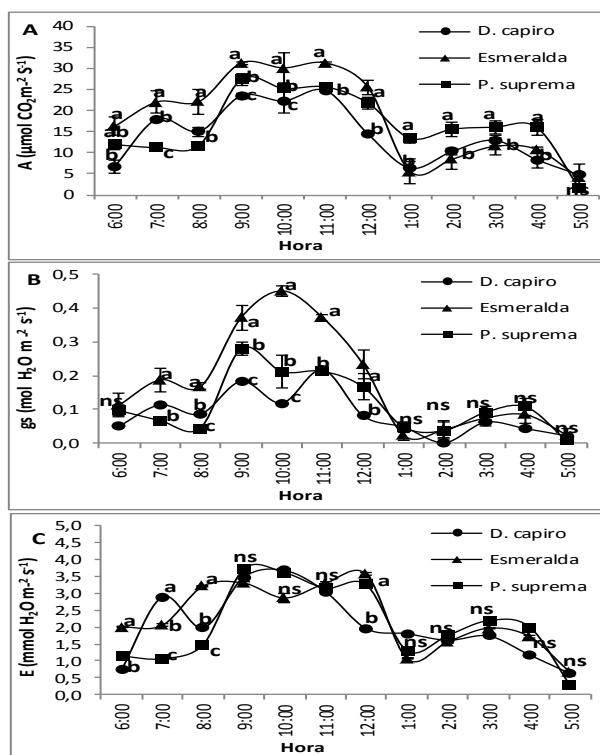
### *Parámetros relacionados con la fotosíntesis*

#### *Dinámica diurna de la fotosíntesis neta, conductancia estomática y transpiración*

La fotosíntesis neta (A) mostró variación durante el día para las tres variedades, así aumentó progresivamente desde las 6:00 a.m con valores de  $6.79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (D. Capiro),  $11.93$  (P. Suprema) y  $16.27 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Esmeralda) mostrando un pico fotosintético entre las 9:00 y las 11:00 a.m con valores de  $23.50$  a  $24.73 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mm}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (D. Capiro),  $31.26$  a  $31.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (P. Suprema) y  $27.37$  a  $25.58 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Esmeralda) y disminuyó entre las 12:00 m y las 5:00 p.m de  $14.44$  a  $4.77 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mm}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (D. Capiro),  $25.55$  a  $4.12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (P. Suprema) y  $21.76$  a  $1.73 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Esmeralda) y se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las variedades de acuerdo a la hora del día. La variedad Esmeralda presentó los valores más altos de A en las horas de la mañana (6:00, 7:00, 8:00, 9:00, 10:00, 11:00 y 12:00 m) con  $16.3$ ,  $22.03$ ,  $22.13$ ,  $31.26$ ,  $30.09$ ,  $31.26$  y  $25.59 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente; mientras en las horas de la tarde: 1:00, 2:00, 3:00 y las 4:00 p.m, la variedad P. Suprema presentó los valores más altos de A ( $13.41$ ,  $15.58$ ,  $16.03$  y  $16.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente). La más alta fotosíntesis neta durante el día se registró en Esmeralda (entre  $4.12$  y  $31.26 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), seguida de P. Suprema (entre  $1.73$  y  $27.37 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y la más baja fotosíntesis neta fue para D. Capiro ( $4.77$  y  $24.73 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Fig.2-4A).

La gs presentó variación durante el día, con diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las variedades de acuerdo a la hora del día, siendo Esmeralda la que presentó valores más altos en las horas de la mañana: 7:00, 8:00, 9:00, 10:00, 11:00 y 12:00 m ( $0.19$ ,  $0.17$ ,  $0.37$ ,  $0.45$ ,  $0.37$ ,  $0.23 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente) mientras en las horas de la tarde no se presentaron diferencias significativas entre las variedades (Fig. 2-4B).

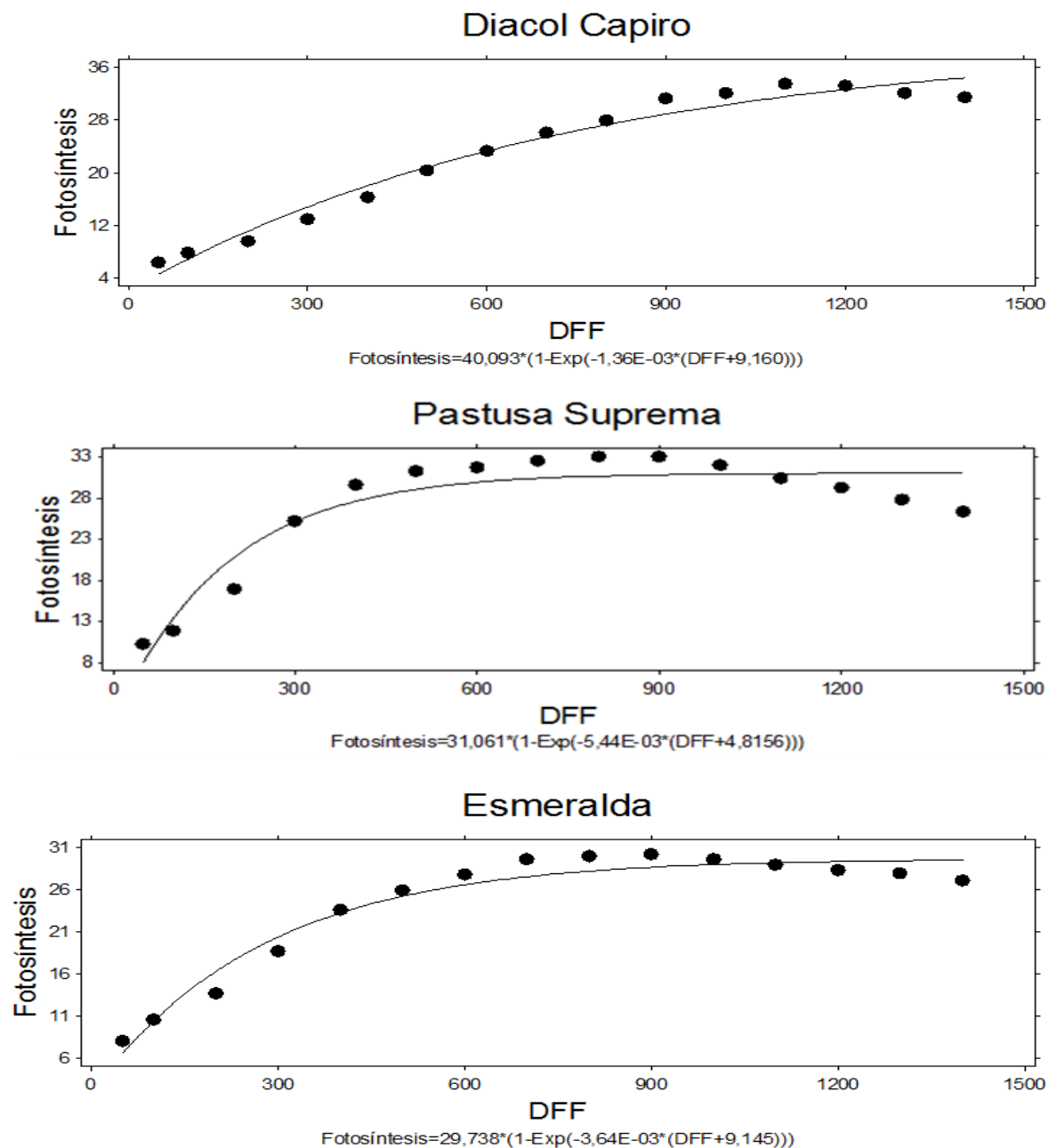
En las tres variedades, la E aumentó gradualmente desde las 6:00 a.m iniciando con valores de  $0.7$ ,  $2$  y  $1.1 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema respectivamente, hasta las 12 m. Entre las 9:00 a.m y las 12 m se presentó la E más alta para las variedades Esmeralda (entre  $3.30$  y  $3.56 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y P. Suprema (entre  $3.72 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); después E disminuyó en las horas de la tarde para las tres variedades hasta  $0.62 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para D. Capiro,  $0.65 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para Esmeralda y  $0.27 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para P. Suprema (Fig.2-4C).



**Figura 2-4.** Comportamiento de la fotosíntesis neta (A), la conductancia estomática  $g_s$  (B) y la transpiración  $E$  (C) durante el día medidos cada hora entre las 6:00 a.m y las 5:00 p.m durante el día para las variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda.

*Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A vs DFF) de plantas de papa en las variedades de S. tuberosum L.*

Con respecto al comportamiento de la fotosíntesis neta (A) en respuesta a la intensidad de flujo fotónico (Fig. 2-5), A aumento progresivamente de acuerdo a la intensidad lumínica en las tres variedades hasta alcanzar la máxima fotosíntesis neta entre 900 y 1200  $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para las tres variedades (Fig 2-5). El desempeño fotosintético evaluado a partir de parámetros derivados de la fotosíntesis neta como el punto de compensación de luz y la fotosíntesis fue diferente en las tres variedades; el punto de compensación de luz más alto lo presentó Esmeralda ( $9.14 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y el menor P. Suprema ( $4.81 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); mientras la fotosíntesis más alta fue para P. Suprema ( $0.005 \mu\text{mol fotón/} \mu\text{mol CO}_2$ ) y la más baja para D. Capiro ( $0.002 \mu\text{mol fotón/} \mu\text{mol CO}_2$ ) (Tabla 2-1).



**Figura 2-5.** Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A vs DFF) de plantas de papa en las variedades D. Capiro ( $R^2=0.97$ ), P. Suprema ( $R^2=0.89$ ) y Esmeralda ( $R^2=0.95$ ) con la respectiva ecuación resultante del ajuste al modelo estadístico *Mitscherlich*. (n= 3 plantas por variedad).

**Tabla 2- 1.** Parámetros derivados de Curva A/DFF en las variedades de papa D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda mediante ajuste estadístico *Mitscherlich*.

Variedad	R <sup>2</sup>	A max ( $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ )	Eficiencia fotosintética ( $\mu\text{mol foton}/\mu\text{mol CO}_2$ )	Punto de compensación lumínico ( $\mu\text{mol foton}^2\text{ s}^{-1}$ )
D. Capiro	0.97	40.09	2.38E-03	4.49
P. Suprema	0.89	31.06	5.44E-03	4.81
Esmeralda	0.95	29.73	3.64E-03	9.14

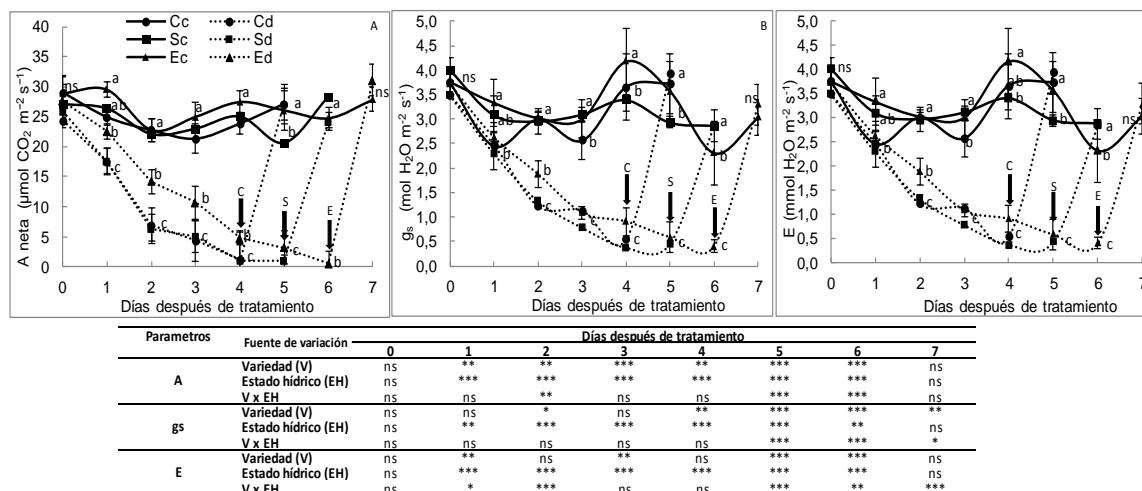
*Respuesta de la fotosíntesis neta, la conductancia estomática y la transpiración*

Las plantas de las tres variedades sometidas a déficit de riego presentaron reducción significativa ( $P \leq 0.001$ ) en la fotosíntesis neta (A), la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la transpiración (E) con respecto a las plantas irrigadas (Fig. 2-6). Se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) en A entre las plantas irrigadas y en déficit de riego para cada variedad los días 1, 2, 3, 4, 5 y 6 (excepto D. Capiro) siendo A más alta en las plantas irrigadas (Fig 2-6A). Las tres variedades en condiciones irrigadas solo presentaron diferencias significativas en A a los 5 días, con 27 y 26  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para D. Capiro y Esmeralda respectivamente y 21  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para P. Suprema. En condiciones de déficit de riego (del 0 al 4 día) la variedad Esmeralda presentó la más baja reducción (de 27.55 a 4.79  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) con respecto a D. Capiro (de 24.28 a 1.17  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) y P. Suprema (de 25.87 a 1.03  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ). Los valores de A neta en el día en que las plantas de las variedades alcanzaron los menores potenciales hídricos ( $\Psi_h$ ) foliares fueron de 1.17  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para D.Capiro ( $\Psi_h = -1.99$  MPa), 0.98  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para P.Suprema ( $\Psi_h = -2.15$  MPa) y 0.56  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para Esmeralda ( $\Psi_h = -2.00$  MPa) (Fig. 2-6A). Por consiguiente, al más bajo de  $\Psi_h$  foliar en déficit de riego, la A se redujo el 95.08% para D. Capiro, el 95.24% para P. Suprema y el 100% para Esmeralda con respecto a las plantas irrigadas. Esmeralda resistió 6 días sin riego y redujo la A por día de estrés en 4.96  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , mientras P. Suprema toleró 5 días sin riego con reducción en A por día de estrés de 5.62  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  y D. Capiro toleró solamente 4 días sin riego con reducción por día de estrés de 5.84  $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ . En el primer día de recuperación A en D.Capiro y Esmeralda no presentó diferencias con las plantas irrigadas (27 y 31.05  $\text{CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) mientras que en P.Suprema fue significativamente menor (24.21  $\text{CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) con respecto a las plantas irrigadas (28.41  $\text{CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) (Fig 2-6A).

Las tres variedades en condiciones irrigadas presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) en la  $g_s$  entre sí en los días 2, 3, 4 y 5. Hubo diferencias significativas entre las plantas irrigadas y en déficit de riego para cada variedad los días 1 (excepto D. Capiro), 2, 3, 4, 5 (excepto D. Capiro), 6 (solo Esmeralda) y 7 (solo Esmeralda) siendo más alta la  $g_s$  en las plantas irrigadas (Fig 2-6B). En el segundo día de déficit de riego la  $g_s$  en Esmeralda fue significativamente mayor (0.09  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) comparada con las otras dos variedades. Los valores de  $g_s$  en el día en que las plantas de las variedades alcanzaron los menores  $\Psi_h$  foliares fueron iguales, de 0.01  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  para D. Capiro (-1.99 MPa), P.Suprema (-2.15 MPa) y Esmeralda (-2.00 MPa) (Fig. 2-6B). Consiguientemente, la  $g_s$  al día de menor  $\Psi_h$  foliar se redujo el 94.55% para D. Capiro, el 95.33% para P. Suprema y el 97.6% para Esmeralda. Esmeralda toleró 6 días sin riego, con reducción en  $g_s$  por día de estrés de 0.071  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , mientras P. Suprema toleró 5 días y redujo

gs por día de estrés en  $0.051 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y D. Capiro toleró solamente 4 días sin riego y con reducción por día de estrés en gs de  $0.048 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En el primer día de recuperación gs fue significativamente mayor en P. Suprema y Esmeralda ( $0.29 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) mientras en D.Capiro fue menor ( $0.22 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) con respecto a las plantas irrigadas ( $0.16, 0.40$  y  $0.22 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Fig. 2-6B).

La E presentó el mismo comportamiento que la conductancia estomática. Se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) en E entre las plantas irrigadas y en déficit de riego para las variedades los días 2, 3, 5 (excepto D. Capiro) y 6 (solo Esmeralda), siendo más alta en las plantas irrigadas (Fig. 2-6C). Los valores de E en el día en que las plantas de las variedades alcanzaron los menores  $\Psi_h$  foliares fueron de  $0.54 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para D.Capiro ( $-1.99 \text{ MPa}$ ),  $0.44 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para P. Suprema ( $-2.15 \text{ MPa}$ ) y  $0.40 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para Esmeralda ( $-2.00 \text{ MPa}$ ) (Fig. 2-6C). Por lo tanto, al valor más bajo de  $\Psi_h$  foliar, E se redujo con respecto a las plantas irrigadas el 85.32% para D. Capiro, el 85.04% para P. Suprema y el 82.5% para Esmeralda. Esmeralda resistió 6 días sin riego y redujo E por día de estrés en  $0.60 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras P. Suprema toleró 5 días sin riego con reducción por día de estrés en E de  $0.73 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y D. Capiro toleró 4 días sin riego con reducción por día de estrés en E de  $0.60 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En el primer día de recuperación E fue significativamente mayor en D.Capiro ( $3.99 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y Esmeralda ( $3.29 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); mientras en P. Suprema fue menor ( $2.85 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) con respecto a las plantas irrigadas ( $3.73, 2.87$  y  $3.04 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Fig. 2-6C).

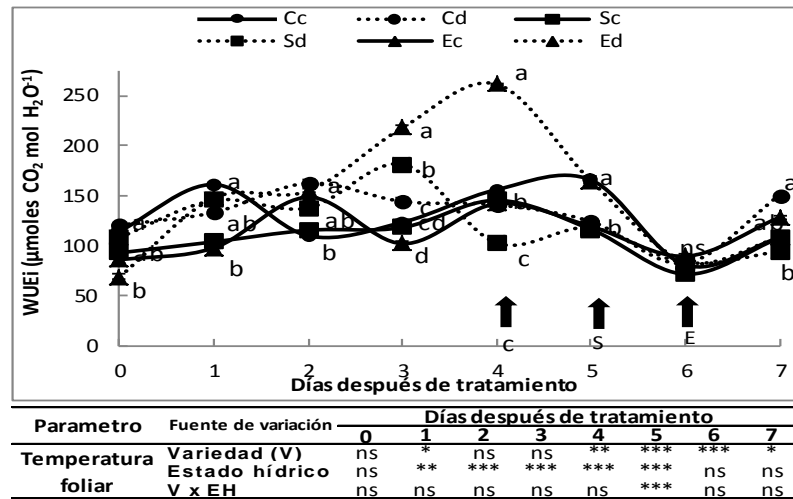


**Figura 2-6.** Parámetros relacionados con la fotosíntesis neta de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. A. Fotosíntesis (A), B. Conductancia estomática ( $g_s$ ) y C. Transpiración (E). c: bien regadas, d: sometidas a déficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre los tres variedades a un día de tratamiento. Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

### La eficiencia en el uso del agua intrínseca (WUEi)

Se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) en WUEi entre las plantas irrigadas y en déficit de riego a los 3 (en las 3 variedades) y 4 (excepto en D. Capiro) (Fig. 2-7). Para las plantas irrigadas, la WUEi no presentó diferencias significativas para de acuerdo al día de la siguiente manera: día 3 en el rango entre 101 a 123  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ , día 4 entre 141 a 156  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ , día 6 entre 71 a 89  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ .

H<sub>2</sub>O y el día 7 entre 107 a 128  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ . Mientras la WUEi si mostró diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) en las plantas irrigadas de la siguiente manera: los días 1 y 5, D.Capiro fue mayor (161 y 165  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ) y el día 2 fue mayor Esmeralda (148  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ). Las plantas de las tres variedades sometidas a déficit de riego presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) en la WUEi; siendo Esmeralda la que presentó los mayores valores en los días 1 (147  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ), 3 (218  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ) y 4 (261  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ) con respecto a las demás variedades. Los valores de WUEi en el día en que las plantas de las variedades alcanzaron los menores  $\Psi_h$  foliares fueron de 140  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$  para D.Capiro ( $\Psi_h = -1.99 \text{ MPa}$ ), 117  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$  para P.Suprema ( $\Psi_h = -2.15 \text{ MPa}$ ) y 84  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$  para Esmeralda ( $\Psi_h = -2.00 \text{ MPa}$ ) (Fig. 2-7). De esta manera, WUEi fue el 90.22% de las plantas regadas en D. Capiro (con reducción de 9.78%), el 101.44% de las plantas regadas en P. Suprema (con incremento del 1.44%) y el 94.40% de las plantas regadas en Esmeralda (con reducción de 5.6%). En el primer día de recuperación WUEi fue significativamente mayor en D.Capiro (124.07  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ) y Esmeralda (107.91  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ); mientras en P. Suprema fue menor (82.55  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ) con respecto a las plantas irrigadas (165.61, 128.30 y 71.32  $\mu\text{moles CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}$ ) (Fig. 2-7).



**Figura 2-7.** Eficiencia en el uso de agua intrínseca (WUEi) en plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. c es bien irrigadas, d es sometidas a déficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre los tres variedad a un día de tratamiento. \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

#### Variables derivadas de la fluorescencia de la clorofila a $F_v/F_m$ , $Y(II)$ , $ETR$ , $qP$ , $NPQ$

En todas las variables derivadas de la fluorescencia de la clorofila a ( $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ ,  $ETR$ ,  $qP$ ,  $NPQ$ ) no se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las variedades en condiciones irrigadas. La  $F_v/F_m$  fue superior a 0.80 para las tres variedades, tanto en condiciones irrigadas como en déficit de riego.  $F_v/F_m$  presentó diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las plantas irrigadas y en déficit de riego los días 3 (D. Capiro), 4 (las 3 variedades) y 5 (P. Suprema y Esmeralda), siendo más alta en las plantas irrigadas. Los

menores valores de  $F_v/F_m$  se presentaron para Esmeralda bajo déficit de riego a los 2 ddt (0.84) y a los 5 ddt (0.82) donde no presentó diferencias significativas con P. Suprema. En el primer día de recuperación  $F_v/F_m$  fue mayor en Esmeralda (0.86) y D. Capiro (0.85); mientras en P. Suprema fue menor (0.84) (Fig. 2-8A).

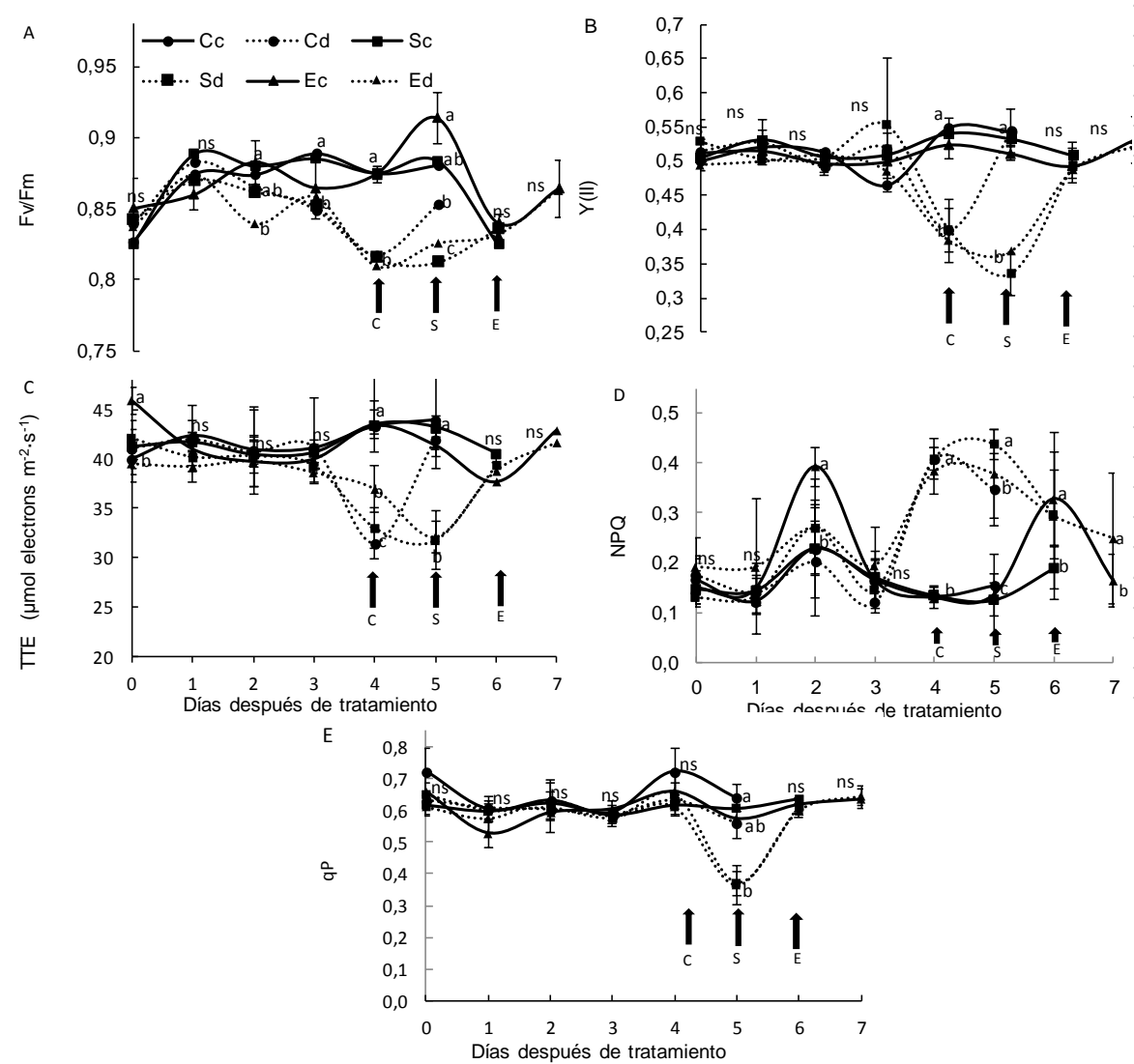
El rendimiento cuántico fotoquímico del PSII ( $Y(II)$ ) presentó diferencias significativas entre las variedades irrigadas y las sometidas a déficit de riego en los días 4 y 5 ddt para D. Capiro (0.40 y 0.54), P. Suprema (0.40 y 0.33) y Esmeralda (0.38 y 0.37).  $Y(II)$  presentó diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las plantas irrigadas y en déficit de riego el día 4 (las 3 variedades), siendo más alta en las plantas irrigadas de las variedades: 0.55 para D. Capiro, 0.54 para P. Suprema y 0.52 para Esmeralda, mientras las plantas sometidas a déficit de riego presentaron  $Y(II)$  entre 0.38 y 0.40. En el primer día de recuperación  $Y(II)$  se recuperó al valor de las plantas irrigadas con 0.52 para Esmeralda, 0.54 para D. Capiro y 0.49 para P. Suprema (Fig. 2-8B).

En la tasa de transporte de electrones (TTE), al igual que en  $Y(II)$ , solo se observó una reducción significativa en las variedades sometidas a déficit de riego en los días 4 y 5 con valores de (31.48 y 42.05) para D. Capiro, (32.98 y 31.78  $\mu\text{mol electrones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) para P. Suprema y (36.97 y 32.17  $\mu\text{mol electrones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) para Esmeralda respectivamente. ETR presentó diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las plantas irrigadas y en déficit de riego los días 4 (las 3 variedades) y 5 (Esmeralda y P. Suprema), siendo más alta en las plantas irrigadas con ETR entre 41.35 y 43.97  $\mu\text{mol electrones m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Fig. 2-8C).

En cuanto a la disipación no fotoquímica (NPQ), las plantas irrigadas presentaron valores entre 0.12 y 0.24 para las tres variedades; mientras en las plantas sometidas a déficit de riego se presentó un incremento significativo en los días 2 (Esmeralda), 4 y 5 (las 3 variedades), 6 (D. Capiro y Esmeralda) siendo más alta en las plantas de P. Suprema (con 0.41) al día 5 en las plantas sometidas a déficit de riego. En el primer día de rehidratación, NPQ no se restauró a los valores de las plantas irrigadas en las tres variedades con 0.35 para D. Capiro, 0.30 para P. Suprema y 0.25 para Esmeralda (Fig. 2-8D).

En la disipación fotoquímica ( $qP$ ) solo se observó una disminución significativa por efecto del déficit de riego ( $P \leq 0.001$ ) para las variedades Esmeralda (0.37) y P. Suprema (0.37) a los 5 ddt; mientras en las plantas irrigadas de estas variedades  $qP$  fue de 0.57 y 0.61. En el primer día de recuperación  $qP$  presentó valores cercanos a los de las plantas irrigadas 0.63 para D. Capiro (0.85), 0.62 para P. Suprema y 0.61 para Esmeralda (Fig. 2-8E).





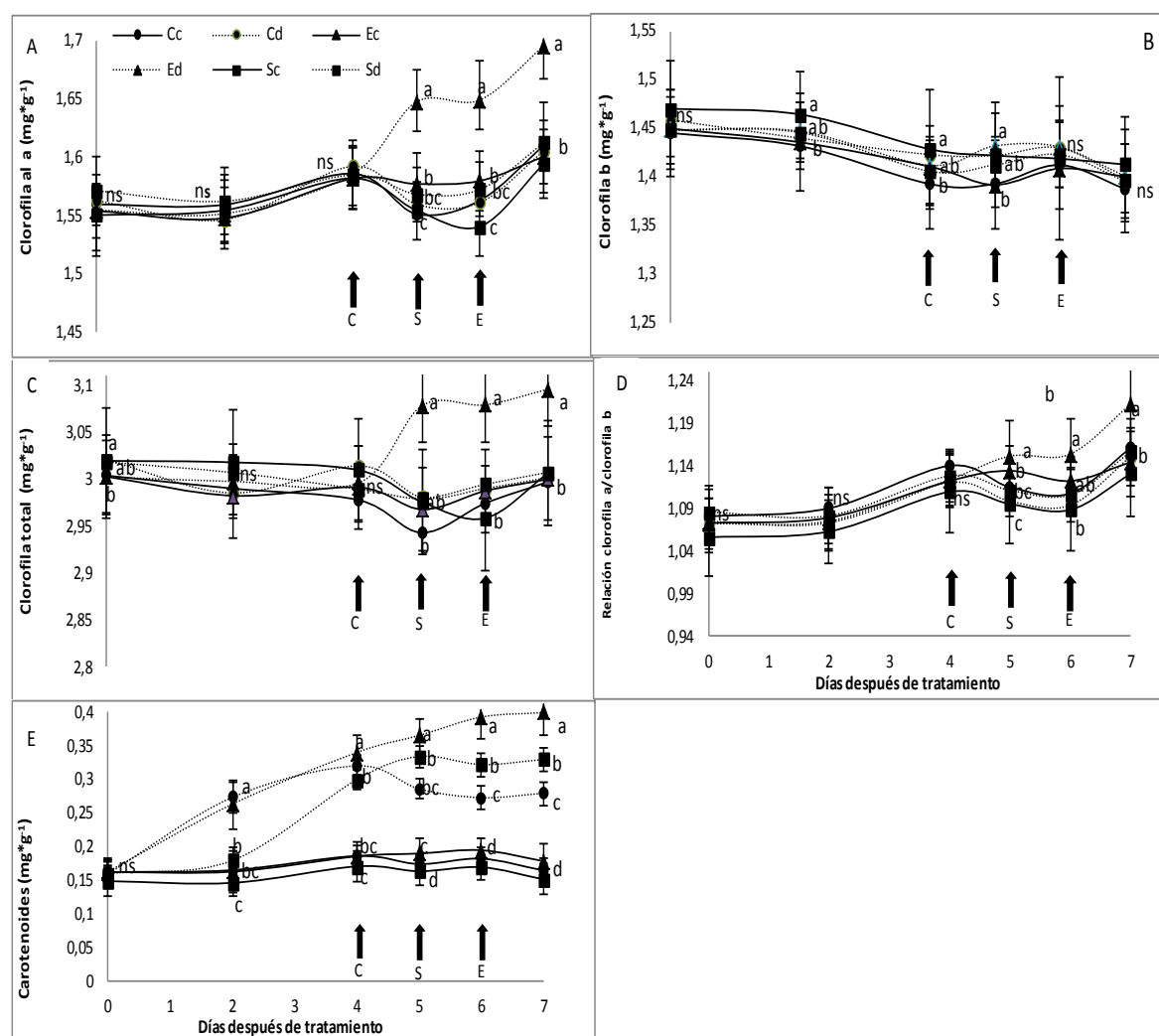
Parametros		Días después de tratamiento							
Fuente de variación		0	1	2	3	4	5	6	7
Fv/Fm	Variedad (V)	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	*	**	***	***	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns
Y(II)	Variedad (V)	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	ns	ns	***	***	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	***	ns	ns
TTE	Variedad (V)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	ns	ns	**	*	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
NPQ	Variedad (V)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	*	ns	***	**	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
qp	Variedad (V)	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns
	Estado hídrico (EH)	*	*	ns	ns	*	*	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns

**Figura 2-8.** Variables derivadas de la fluorescencia de la clorofila a de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. A. Eficiencia del fotosistema II (Fv/Fm), B. rendimiento cuántico fotoquímico del PSII (Y(II)), C. Tasa de transporte de electrones (TTE), D. Quenching no fotoquímico (NPQ) y E. el coeficiente de disipación fotoquímica (qp). c: bien regadas, d sometidas a deficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre los tres variedad a un día de tratamiento. Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

*Concentración de clorofila a, clorofila b, clorofila total, relación clorofila a/clorofila b, carotenoides*

En las variables relacionadas con la concentración de pigmentos se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las variedades en condiciones de déficit e irrigadas de acuerdo al día de tratamiento. CHa se incremento en la variedad Esmeralda bajo déficit de riego a los 5 y 6 días con  $1.65 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  con respecto a las plantas irrigadas con  $1.58 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ; mientras P. Suprema y D. Capiro tanto en condiciones irrigadas y en déficit de riego presentaron CHa entre  $1.55$  y  $1.61 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  entre los días 1 y 6. En el primer día de recuperación el CHa se restauró el 0.53% del control en D. Capiro, el 5.93% del control en Esmeralda y 2.06% del control en P. Suprema (Fig. 2-9A).

Se presentaron diferencias significativas en CHb en la variedad Esmeralda al día 5, siendo más alto en déficit de riego ( $1.43 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) que en las plantas irrigadas ( $1.39 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) (Fig. 2-9B). El déficit hídrico indujo incremento en la concentración total de clorofila los días 5 y 6 para la variedad Esmeralda con  $3.08 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  comparado con las plantas irrigadas con concentración total de clorofila de  $2.97$  y  $2.99 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  respectivamente (Fig. 2-9C). Al primer día de recuperación el CHb se recupero en Esmeralda solamente el 0.19% con respecto a las plantas irrigadas (Fig. 2-9B). La relación clorofila a/clorofila b se incremento significativamente en Esmeralda por efecto del déficit de riego a los días 5 y 6 con 1.15; mientras en D. Capiro y P. Suprema no se presentaron diferencias significativas entre las plantas irrigadas y bajo déficit de riego. Al primer día de rehidratación, la relación clorofila a /clorofila b en las plantas de la variedad Esmeralda se recuperaron el 8.02% con respecto a las plantas irrigadas (Fig. 2-9D). Con respecto a la concentración de carotenoides, se presentó incremento significativo en las plantas de las tres variedades bajo déficit los días 2, 4, 5, 6 y 7. El día 2 de déficit de riego, los carotenoides tuvieron valores de 0.27 (D. Capiro), 0.26 (P. Suprema) y 0.17 (Esmeralda). El día 4, valores  $0.32 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (D. Capiro),  $0.34 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (Esmeralda) y  $0.30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (P. Suprema). El día 5 de déficit de riego la concentración de carotenoides fue de  $0.29 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (D. Capiro),  $0.36 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (Esmeralda) y  $0.33 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (P. Suprema). El día 6 de déficit se obtuvieron concentración de carotenoides más altos de  $0.27 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (D. Capiro),  $0.39 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (Esmeralda) y  $0.32 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  (P. Suprema). Las plantas irrigadas presentaron concentración de carotenoides entre los  $0.15$  y  $0.19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ . La concentración de carotenoides en el día en que las plantas de las variedades alcanzaron los menores  $\Psi_h$  foliares aumentó el 72% para D.Capiro (-1.99 MPa), 102% para P. Suprema (-2.15 MPa) y 104% para Esmeralda (-2.00 MPa). El primer día de rehidratación la recuperación en la concentración de carotenoides fue del 64.46% para D. Capiro, 2% para Esmeralda y 9% para P. Suprema (Fig. 2-9E).

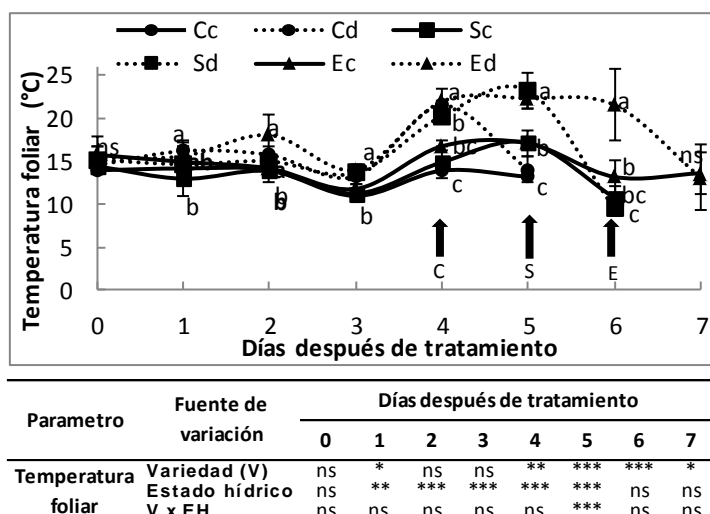


Parámetro	Fuente de variación	Días después de tratamiento					
		0	2	4	5	6	7
Clorofila a	Variedad	ns	ns	ns	***	***	***
	Estado hídrico	ns	ns	ns	ns	***	***
	V*EH	ns	ns	ns	***	***	***
Clorofila b	Variedad	ns	*	ns	ns	***	***
	Estado hídrico	ns	ns	ns	ns	***	***
	V*EH	ns	ns	**	***	***	***
Clorofila total	Variedad	ns	*	ns	***	***	***
	Estado hídrico	ns	ns	ns	***	***	***
	V*EH	ns	ns	*	***	*	***
Relación Clorofila a/Clorofila b	Variedad	ns	ns	ns	***	***	***
	Estado hídrico	ns	ns	ns	***	*	***
	V*EH	*	*	*	*	***	***
Carotenoides	Variedad	*	***	***	***	***	***
	Estado hídrico	ns	***	***	***	***	***
	V*EH	ns	***	**	***	***	***

**Figura 2-9.** Concentración de clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C), relación clorofila a/clorofila b (D), carotenoides (E) de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación: bien regadas, d sometidas a deficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre los tres variedad a un día de tratamiento. Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

### Temperatura de la hoja

La temperatura de la hoja incrementó significativamente en las variedades sometidas a déficit de riego ( $P < 0.001$  en los días 2 (sólo Esmeralda), 3, 4 (las 3 variedades) y 5 (excepto D. Capiro). La temperatura en las plantas irrigadas no presentó diferencias y estuvo entre 10.80 y 17.16°C. En las plantas sometidas a déficit de riego hubo un aumento significativo y moderado de la temperatura de acuerdo a la variedad, por consiguiente la temperatura más alta se registró a los 2 días para Esmeralda (con 18.01°C), a los 3 ddt para Esmeralda (14.01°C), a los 4 ddt para Esmeralda (21.95°C) y D.Capiro (21.48°C), a los 5 ddt para P.Suprema y Esmeralda (23.19 y 22.29°C) y a los 6 ddt para Esmeralda. La temperatura el día en que las plantas de los variedad bajo déficit alcanzaron los menores  $\Psi_h$  foliares fue de 21.48°C para D.Capiro ( $\Psi_h = -1.99$  MPa), 23.19°C para P.Suprema ( $\Psi_h = -2.15$  MPa) y 21.55°C para Esmeralda ( $\Psi_h = -2.00$  MPa) (Fig. 2). Por lo tanto, desde el día de inicio del déficit de riego hasta el día de menor  $\Psi_h$  foliar, la temperatura incremento el 47.73% para D. Capiro, el 52.96% para P. Suprema y 40.11% para Esmeralda. 1 día después de rehidratación, la temperatura de la hoja se recupero el 106% para D. Capiro, el 88% para P. Suprema y el 96% en Esmeralda (Fig. 2-10).

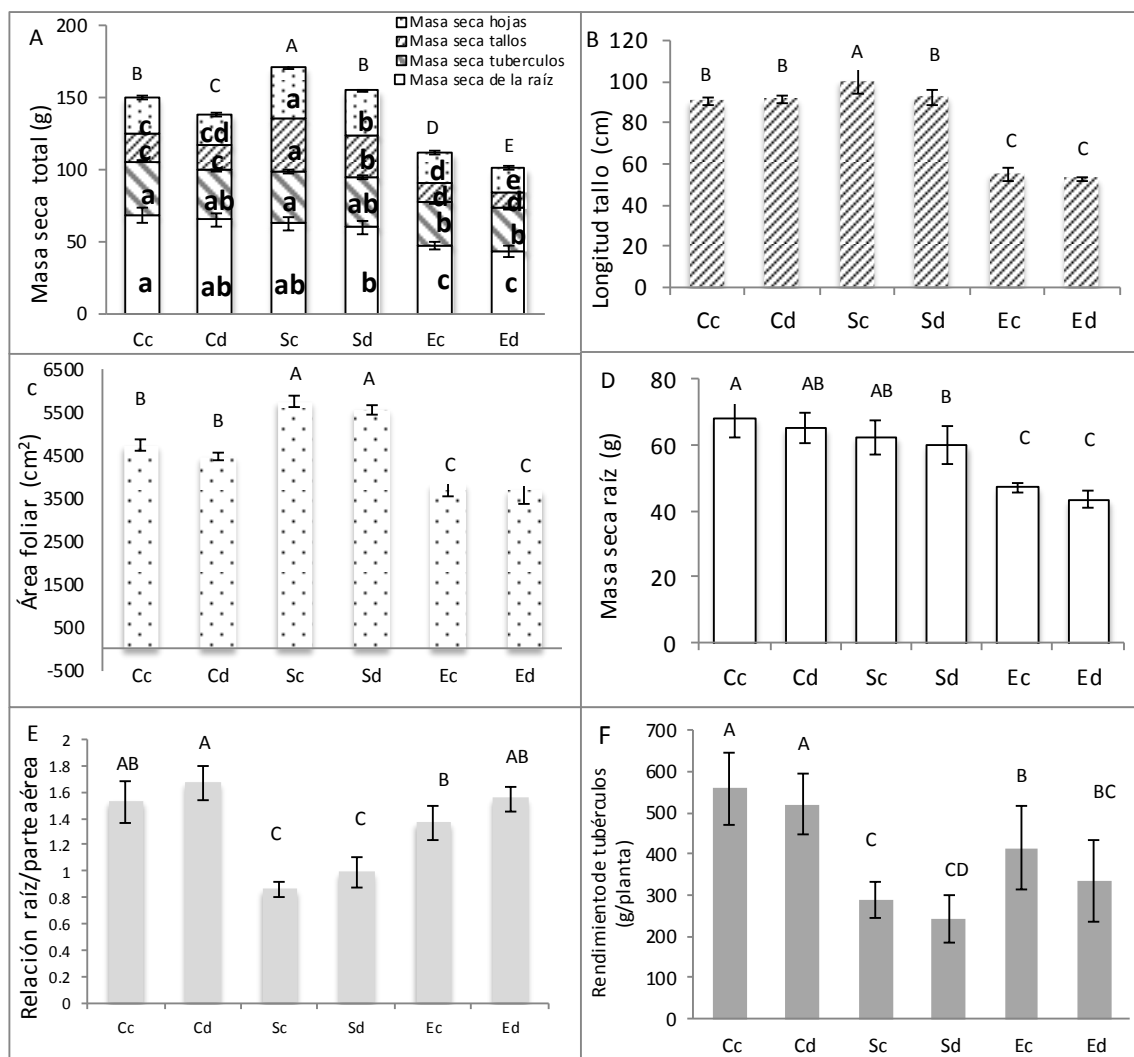


**Figura 2-10.** A. Temperatura de la hoja de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación: bien regadas, d sometidas a déficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre los tres variedad a un día de tratamiento. Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

### Parametros de crecimiento y rendimiento

Se presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.001$ ) entre las variedades en la MST, MSH, LT, AF, MSR, relación R/A y RT (Fig. 2-11). Aunque, el déficit hídrico indujo reducción en todos los parámetros de crecimiento, solamente fueron significativas ( $P \leq 0.001$ ) para la MST para las tres variedades, MSH para P. Suprema y Esmeralda, MSTa para P. Suprema, LT para P. Suprema; mientras la relación R/A no presentó diferencias significativas (Fig. 2-11E). Tanto en condiciones de riego como de déficit de riego, P. Suprema presentó los valores más altos respectivamente en la LT (100 y 92 g), la MST (171.3 y 155.3g) y el AF (5755.4 y 5584.3  $\text{cm}^2$ ); mientras la MSR fue

mayor para D. Capiro (68.35 y 65.23 g) y el RT por planta fue mayor para D. Capiro (558 y 520 g) (Fig. 2-11F).



Fuente de variación	Masa seca total	Longitud tallo	Área foliar	Masa seca raíz	Relación raíz/parte aérea	Rendimiento tubérculos
Variedad (V)	***	***	***	***	***	***
Estado hídrico (EH)	***	*	ns	ns	*	ns
V x EH	ns	**	ns	ns	ns	ns

**Figura 2-11.** Parámetros de crecimiento en plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) and Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. A. Masa seca total, B. Longitud del tallo, C. Área foliar, D. Masa seca raíz, E. Relación raíz/parte aérea y F. Rendimiento de tubérculos. c: bien regadas, d sometidas a déficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre los tres variedad a un día de tratamiento. \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

El déficit de riego indujo disminución significativa en parámetros como: la MST del 7.88% (D.Capiro), 9.31% (P.Suprema) y 9.34% (Esmeralda) y la LT del 7.89% para P.Suprema con respecto a las plantas irrigadas. Mientras, bajo déficit, la relación raíz/parte aérea aumentó ( $p \geq 0.001$ ) el 9.15% para D. Capiro, el 15.19% para P. Suprema y el 13.24% para Esmeralda. Aunque hubo disminución en RT del 6.69% (D. Capiro), 15.48% (P. Suprema) y 19.7% (Esmeralda) no fue significativa.

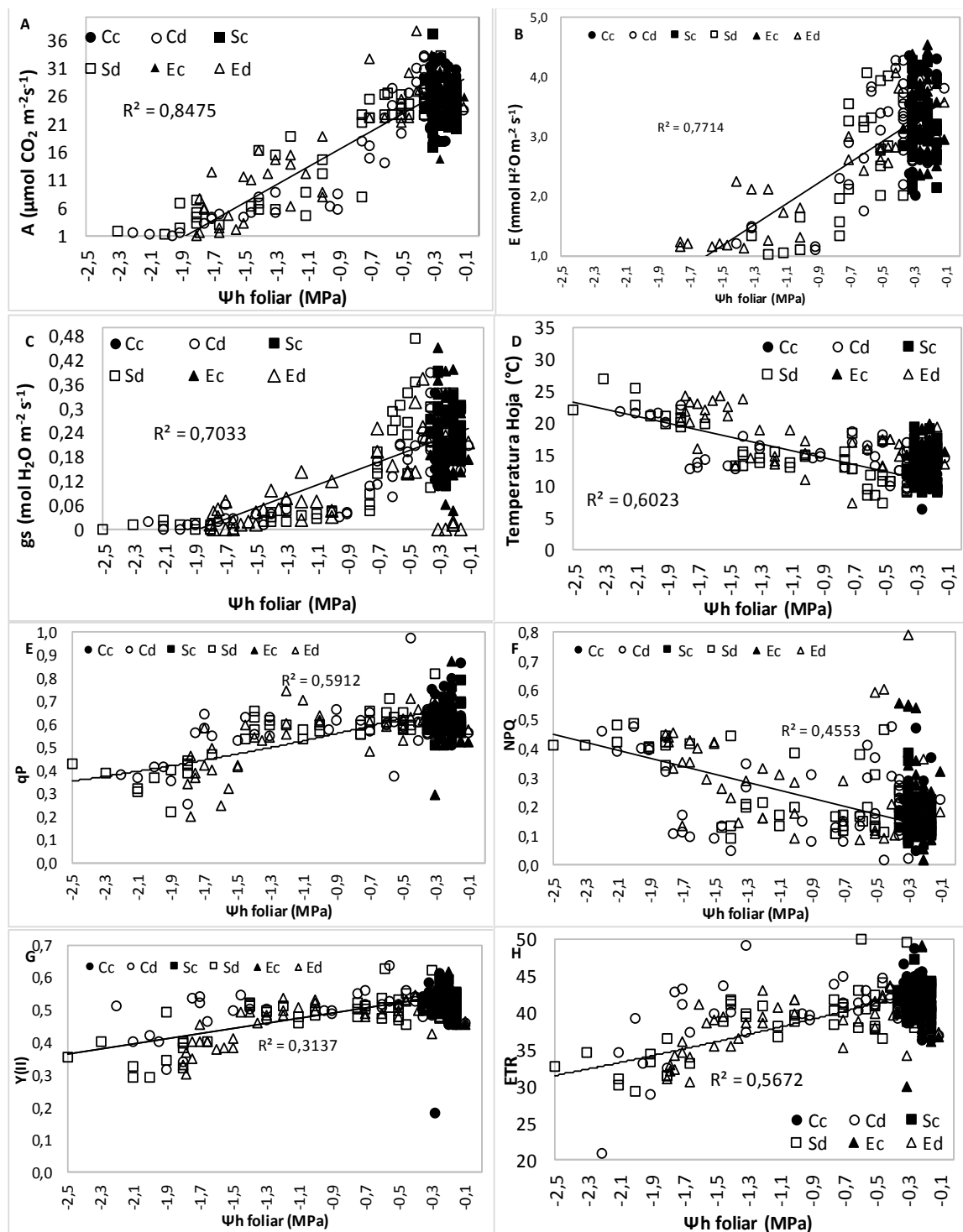
En cuanto a la distribución de masa seca registrada a los 123 dds tanto en plantas irrigadas como bajo déficit de riego se presentaron diferencias significativas entre variedades de la siguiente manera: la masa seca de raíz y tubérculos fueron más altas para D. Capiro y P. Suprema y menor en Esmeralda; la masa seca de tallos y hojas fue mayor para P. Suprema y menor para Esmeralda. Aunque, bajo déficit de riego, la distribución de masa seca por órganos disminuyó en las tres variedades solo fue significativa para masa seca de tallos con reducción del 20.8% (P. Suprema) y 12.75% (Esmeralda) y masa seca de hojas en 12.59% (P. Suprema) y 22.24% (Esmeralda) (Fig. 2-11A). La masa seca de tubérculos por planta fue reducido por el déficit el 16.69% para D. Capiro, el 15.45% para P. Suprema y el 19.46% para Esmeralda (Fig. 2-11E).

#### *Relaciones entre parámetros fisiológicos*

Aunque, se encontraron relaciones lineales entre parámetros fisiológicos para las tres variedades, a continuación se presentan las relaciones para las variedades con  $r^2$  más alto: - relación lineal positiva entre el potencial hídrico foliar con parámetros como la fotosíntesis A ( $r^2=0.8$ ) para P. Suprema, E ( $r^2=0.77$ ) para P. Suprema y D. Capiro y gs ( $r^2=0.70$ ) para P. Suprema, qP ( $r^2=0.62$ ) para P. Suprema, Y(II) ( $r^2=0.47$ ) para Esmeralda, ETR ( $r^2=0.54$ ) para P. Suprema; mientras con la temperatura de la hoja la relación fue negativa ( $r^2=0.60$ ) para P. Suprema, al igual que para NPQ ( $r^2=0.45$ ) para P. Suprema (Fig. 2-12). A valores altos de  $\Psi_h$  foliar se presentaron valores altos de A, E, gs, qP, Y(II) y ETR. Para potenciales hídricos altos, la temperatura de la hoja y el NPQ fueron menores; lo que demuestra que el periodo de déficit hídrico redujo las fotosíntesis neta, por cierre estomático para evitar la pérdida de agua por transpiración; igualmente se incrementó la temperatura de la hoja y el NPQ.

Así mismo, se encontró correlación significativa ( $p \leq 0.001$ ) entre los parámetros: - potencial hídrico foliar con fotosíntesis (A) (0.97), conductancia estomática (gs) (0.91), transpiración (E) (0.95), qP (0.91), NPQ (0.95), carotenoides (0.91), Y(II) (0.83), ETR (0.84), temperatura de la hoja (0.85); fotosíntesis con E (0.96), gs (0.94), NPQ (0.93), carotenoides (0.9), qP (0.87), Y(II) (0.82); transpiración con gs (0.92), NPQ (0.94), qP (0.85), Y(II) (0.84); conductancia estomática con NPQ (0.88), qP (0.81), carotenoides (0.87); Y(II) con qP (0.829, Car (0.88), temperatura de la hoja (0.82); ETR con qP (0.85), car (0.889, temperatura de la hoja (0.88); qP con car (0.87), temperatura de la hoja (0.88); CHb con CH total (0.86), CHa/CHb (0.86); carotenoides con temperatura de la hoja (0.80); longitud del tallo con área foliar (0.84), masa seca total (0.92); área foliar con masa seca total (0.91) (Tabla 2-2).

[illegible]



**Figura 2-12.** Regresión lineal entre potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foliar con fotosíntesis neta (A), transpiración (B), conductancia estomática (C) y temperatura de la hoja (D),  $q_P$  (E), NPQ (F),  $Y(II)$  (G), ETR (H) usando análisis de regresión lineal.  $r^2$  es el coeficiente de determinación.

De acuerdo a los resultados obtenidos en los índices de tolerancia de parámetros fisiológicos (Tabla 2-3), Esmeralda fue la variedad que más altos índices presentó en



mayor número de parámetros (A,  $g_s$ , E, CRA, TTE, WUEi, CHa, CHb, CH total, relación CHa/CHb y carotenoides); con respecto a D. Capiro ( $\Psi_h$  foliar, qP, Y(II), masa seca raíz y rendimiento potencial de tubérculos) y P. Suprema (NPQ, temperatura hoja, longitud del tallo, área foliar, masa seca tallos, masa seca hojas y masa seca total).

**Tabla 2-3.** Índices de tolerancia a déficit hídrico para parámetros fisiológicos para cada variedad de *S. tuberosum* L. calculado partir de la formula propuesta por Cabello *et al* (2013), en color gris se resaltan los índices más altos.

Parámetro	Variedad	Índice de tolerancia a déficit hídrico	Parámetro	Variedad	Índice de tolerancia a déficit hídrico	Parámetro	Variedad	Índice de tolerancia a déficit hídrico
Fotosíntesis (A)	D. Capiro	0,05	TTE	D. Capiro	0,80	Carotenoides	D. Capiro	1,81
	P. Suprema	0,04		P. Suprema	0,80		P. Suprema	1,66
	Esmeralda	0,25		Esmeralda	0,94		Esmeralda	2,33
Transpiración (E)	D. Capiro	0,22	NPQ	D. Capiro	1,42	Longitud tallo	D. Capiro	1,23
	P. Suprema	0,15		P. Suprema	1,44		P. Suprema	1,38
	Esmeralda	0,43		Esmeralda	1,31		Esmeralda	0,43
Conductancia estomática ( $g_s$ )	D. Capiro	0,03	Temperatura hoja	D. Capiro	1,37	Área foliar	D. Capiro	0,93
	P. Suprema	0,04		P. Suprema	1,83		P. Suprema	1,41
	Esmeralda	0,09		Esmeralda	1,69		Esmeralda	0,62
Potencial hídrico ( $\Psi_h$ )	D. Capiro	9,62	WUEi	D. Capiro	1,51	Masa seca raíz	D. Capiro	1,26
	P. Suprema	8,40		P. Suprema	0,94		P. Suprema	1,06
	Esmeralda	5,99		Esmeralda	2,55		Esmeralda	0,58
Contenido relativo de agua (CRA)	D. Capiro	0,89	Clorofila a	D. Capiro	1,02	Masa seca tallos	D. Capiro	0,64
	P. Suprema	0,87		P. Suprema	0,98		P. Suprema	1,98
	Esmeralda	0,95		Esmeralda	1,05		Esmeralda	0,28
Fv/Fm	D. Capiro	0,95	Clorofila b	D. Capiro	1,00	Masa seca hojas	D. Capiro	0,72
	P. Suprema	0,96		P. Suprema	1,01		P. Suprema	1,50
	Esmeralda	0,94		Esmeralda	1,02		Esmeralda	0,48
qP	D. Capiro	1,08	Clorofila Total	D. Capiro	1,01	Masa seca total	D. Capiro	1,00
	P. Suprema	0,53		P. Suprema	1,00		P. Suprema	1,27
	Esmeralda	0,96		Esmeralda	1,04		Esmeralda	0,54
Y(II)	D. Capiro	0,79	Relación Ch a/ch b	D. Capiro	1,02	Rendimiento tubérculos	D. Capiro	1,65
	P. Suprema	0,65		P. Suprema	0,97		P. Suprema	0,79
	Esmeralda	0,73		Esmeralda	1,03		Esmeralda	0,40

## 2.5 Discusión

**Parámetros climáticos:** Durante los días de restricción hídrica, la temperatura promedio del aire determinó la máxima tasa de crecimiento en las tres variedades, la cual ha sido reportada entre los 14 y los 28°C (Struik *et al.*, 1989; Mazurczyk *et al.*, 2003). Entre las 9:00 y las 12:00 m, la temperatura promovió valores altos de fotosíntesis neta, apertura estomática (Fig. 2-4B) y transpiración (Fig. 2-4) en las tres variedades, lo cual se relaciona con el déficit de presión de vapor (DPV) menor a 1.0 KPa que no indujo cierre estomático (Oren *et al.*, 1999). Igualmente, durante el periodo de evaluación, entre 1:00 a 3:00 p.m, la temperatura y HR máximas indujeron baja tasa fotosintética, por el cierre estomático y la baja transpiración. Se propone que la baja conductancia difusiva al CO<sub>2</sub>

causada por el cierre estomático es una de las respuestas tempranas de las plantas de las variedades de papa frente al déficit de riego (Liu *et al.*, 2006). Igualmente, durante los días de tratamiento, hubo bajo potencial de evapotranspiración, con DPV menor a 1.0 KPa; por ello se sugiere que el DPV no causó el cierre estomático en las variedades de papa (Oren *et al.*, 1999). Liu *et al.*, (2006) reportan que tanto la *g<sub>s</sub>* como la *E* fueron reguladas parcialmente por el DPV durante el día en plantas de papa *S. tuberosum* variedad Folva. En contraste, Ocheltree *et al.*, (2013), afirman que el alto DPV (superior a 1.0 KPa) puede afectar negativamente el crecimiento, al reducir la conductancia estomática y la transpiración por limitación de la pérdida de vapor de agua. En plantas de sorgo y maíz (Kiniry *et al.*, 1998) el alto DPV (por encima de 1KPa) se relacionó con reducción en la eficiencia en el uso de agua y baja tasa de intercambio de carbono. Se destaca que en este estudio las condiciones climáticas registradas dentro del invernadero permitieron predecir que en un periodo inferior a 8 días se alcanzarían los potenciales hídricos foliares de -2.0 MPa; sin que el DPV generará cierre estomático adicional al determinado por la suspensión del riego.

*Dinámica diurna de A, g<sub>s</sub> y E:* la dinámica diurna de fotosíntesis neta, la conductancia estomática y la transpiración para las tres variedades de *S. tuberosum* de este estudio es acorde con lo reportado por Ahmadi *et al.*, (2010) para *S. tuberosum* L. variedad Folva, quien entre las 9:00 y las 12:00 m encontraron los valores más altos de *A*, *g<sub>s</sub>* y *E*. El incremento en la transpiración para las variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda, entre 10:00 a.m y las 12 m es coherente con lo reportado por Fleisher *et al.*, (2008) con valores altos entre las 10:00 a.m y las 2:00 p.m cercanos a 10 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en plantas de papa *S. tuberosum* variedad Kennebec; sugiriendo mayores pérdida de vapor de agua en este período del día. Con respecto a la conductancia estomática, la variación diurna registrada en las variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda es coherente con la reportada para plantas de Jatropha en las que los valores más altos se encontraron entre las 9:00 a.m y las 1:00 p.m (entre 1 y 4 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), cuando los estomas permanecieron abiertos, lo cual implicó altas tasas de fotosíntesis neta en ese período (entre 8 y 12 μmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y alta transpiración (entre 100 y 150 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Así mismo, en plantas de frijol, la variación diurna registrada en parámetros como *A*, *g<sub>s</sub>* y *E* es acorde con la encontrado en las variedades de *S. tuberosum* de este estudio, entre las 8:00 a.m y las 2:00 p.m para fotosíntesis neta (10 y 12 μmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y la conductancia estomática (entre 180 a 250 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (Huang *et al.*, 2006)

*Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A vs DFF) de plantas de papa en las variedades de S. tuberosum L.:* las curvas de asimilación de CO<sub>2</sub> en las tres variedades de papa mostraron respuesta típica a la luz, semejante a los reportado en plantas de tomate (Fernández *et al.*, 2014), algodón (Massacci *et al.*, 2008), arroz (Wang *et al.*, 2006) y jatropha (Ranjan *et al.*, 2014); mostrando aumento progresivo de la fotosíntesis neta con el aumento en la intensidad de luz, hasta un valor máximo de 40.09 μmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 31.06 μmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y 29.73 μmol CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> respectivamente para D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda a densidad de flujo fotónico entre 900 y 1200 μmoles fotones m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; lo cual indica que la eficiencia en la carboxilación aumentó con la intensidad de luz (Nobel, 2009). El punto de compensación en las variedades de *S. tuberosum* del presente estudio con valores de 4.49 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (D. Capiro), 4.81 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (P. Suprema) y 9.19 CO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Esmeralda) fueron acordes con los esperados para plantas con estrategia fotosintética C3 de sol, indicados entre 8 y 16 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Nobel, 2009; Ralph, 2013; Taiz y Zeiger, 2010); resultados similares a lo encontrado en plantas de Jatropha (Ranjan *et al.*, 2014). Adicionalmente, el rendimiento cuántico

registrado en las variedades de *S. tuberosum* L. de 0.023  $\mu\text{mol}$  fotón/ $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2$  (D. Capiro), 0.05  $\mu\text{mol}$  fotón/ $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2$  (P. Suprema) y 0.03  $\mu\text{mol}$  fotón/ $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2$  (Esmeralda) es consistente para P. Suprema, con el rendimiento cuántico propuesto para plantas de sol C3 entre 0.04 y 0.06  $\mu\text{mol}$  fotón/ $\mu\text{mol}$   $\text{CO}_2$  (Nobel, 2009; Taiz y Zeiger, 2010), mientras para D. Capiro y Esmeralda es levemente inferior.

#### *Potencial hídrico foliar y contenido relativo de agua*

En este estudio se observó que las 3 variedades, D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda, en condiciones de déficit de riego, presentaron un  $\Psi_h$  foliar cercano a -2 MPa, considerado como un indicador de estrés severo (Liu *et al.*, 2011, Medeiros *et al.*, 2012, Pierantozzi *et al.*, 2013), a diferentes días de la suspensión del riego; la variedad Esmeralda demoró mas tiempo (6 días), seguida de P. Suprema (5 días), para alcanzar dicho  $\Psi_h$  foliar y aunque en las tres variedades el  $\Psi_h$  foliar se resturó a 1 día de rehidratación, la variedad Esmeralda fue la única que igualó el  $\Psi_h$  foliar de las plantas irrigadas  $\Psi_h$  foliar = -0.2 MPa. Se propone que la reducción en  $\Psi_h$  foliar es el resultado de la baja disponibilidad de agua en el suelo (Hu *et al.*, 2010), el cierre estomático y la baja absorción de agua; factores que cuando actúan coordinadamente resultan en reducción en la conductividad hidráulica en el xilema (Santos *et al.*, 2013; Van den Bilcke *et al.*, 2013; Álvarez *et al.*, 2011; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Vos y Haverkort, 2007). En el presente estudio, el déficit de presión de vapor en el aire (Yang *et al.*, 2012), no influencio cierre estomático. Paralelamente, la reducción en el CRA hasta valores del 75% en las variedades de papa, es otro componente que participó en la reducción del  $\Psi_h$  y que puede derivarse de los mismos factores (Liu *et al.*, 2005, Medeiros *et al.*, 2012). Se han reportado reducciones en el  $\Psi_h$  y el CRA (Gandar y Tanner, 1976; Yordanov *et al.*, 2003), como respuestas derivadas del cierre estomático desencadenado por la restricción hídrica en el suelo. El  $\Psi_h$  foliar decreció progresivamente a medida que el déficit hídrico se acentuó, por la limitación en el ingreso de agua; por consiguiente también se registró reducción en el estado hídrico en las células y tejidos (Santos *et al.*, 2013; Van den Bilcke *et al.*, 2013; Álvarez *et al.*, 2011). Las variedades de papa comparten rasgos de plantas isohídricas; debido a que poseen alta sensibilidad en las células guarda para reducir la  $g_s$  como mecanismo para evitar la pérdida de agua por transpiración bajo sequía y para aumentar  $g_s$  después de rehidratación para recuperar el estado hídrico de la planta (Sade *et al.*, 2008). Varios autores han argumentado que la tolerancia a déficit hídrico involucra al ABA, el cual actúa como molécula señal de estrés en diferentes aspectos de la osmorregulación (Macková *et al.*, 2013; Bray, 1998; Munné-Boscha *et al.*, 2009; Brodrib *et al.*, 2011 y Xu *et al.*, 2010). La reducción de la transpiración a través del cierre estomático es una respuesta inducida por ABA en plantas expuestas a sequía (Liu *et al.*, 2005; Lahlou *et al.*, 2003; Ahmadi *et al.*, 2010; Gallé *et al.*, 2013; Sreenivasulu *et al.*, 2012). Plantas de tomate bajo déficit incrementaron la concentración de ABA, lo cual redujo drásticamente la pérdida de agua por transpiración y la fotosíntesis neta (Bray, 1998). Esmeralda fue la variedad que mostró las más bajas reducciones por día en  $\Psi_h$  foliar (0.31 MPa) y el CRA (0.021%); al igual que mayor capacidad para tolerar el déficit hídrico por más días (6 días) para alcanzar el valor de  $\Psi_h$  foliar cercano al punto de marchitez permanente del suelo reportado para variedades de papa, de -2.0 MPa (Vos y Haverkort 2007 y Jensen *et al.*, 2010; Rolando *et al.*, 2015), Así mismo, para Esmeralda la recuperación del  $\Psi_h$  foliar y del CRA después del primer día de rehidratación fue la más alta de las tres variedades con 92.15% y 22.09% respectivamente. En contraste,

D. Capiro tardó menos días de déficit hídrico (4 días) para reducir el  $\Psi_h$  foliar a -2.0 MPa; D. Capiro, así mismo redujó más el  $\Psi_h$  foliar y el CRA por día de déficit en 0.43 MPa y 0.038 g respectivamente. Igualmente, D. Capiro después de 1 día de rehidratación recupero el  $\Psi_h$  foliar en 14.18% y el CRA en 83.51%.

Se propone, otro componente que pudo participar en la reducción del  $\Psi_h$  foliar en las variedades de papa; la acumulación de osmolitos como prolina y azúcares reductores de ajuste osmótico (Cvikrová *et al.*, 2013; Alizadeh *et al.*, 2011). Es posible que la respuesta de tolerancia observada en Esmeralda esté relacionada con un ajuste osmótico, como se ha observado en plantas de papa (Knipp y Honermeimer, 2006; Yanga *et al.*, 2013), y tomate (Claussen, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010). Bajo las condiciones de déficit hídrico del presente estudio, en resultados presentados en el siguiente se determinó que las tres variedades de *S. tuberosum* L. desencadenaron el mecanismo de ajuste osmótico, mediante la síntesis de prolina y azúcares reductores como un componente de la tolerancia de las plantas sometidas a sequía; estos compuestos actuaron como moléculas de ajuste osmótico que redujeron el potencial osmótico e hídrico, como estrategia para mantener el contenido de agua y la presión de turgencia a nivel celular (Madhava *et al.*, 2006); siendo mayor en Esmeralda. La reducción del CRA a valores del 75% también se ha evidenciado en plantas de tomate sometidas a déficit hídrico (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), respuesta explicada por el cierre estomático, el cual limita la absorción y el transporte de agua vía xilema hasta del 60%. En plantas de *Erythrina velutina* L. sometidas a déficit hídrico (Silva *et al.*, 2009); la reducción en el CRA se relacionó con baja la absorción de agua, para mantener el volumen celular; por ello el CRA puede reflejar el balance entre el suministro de agua y la transpiración y se reduce cuando la disponibilidad de agua en el suelo es limitada. La transpiración actúa como fuerza impulsadora para el transporte de agua por el xilema desde la raíz hasta las células foliares para mantener el CRA en valores óptimos en las células foliares sin afectar el metabolismo (Chaerle *et al.*, 2006). Adicionalmente, el agua es el principal donador de electrones para PSII, a través de procesos de oxidación, por ello la reducción en CRA puede afectar la síntesis de ATP y NADPH y de esta manera afectar negativamente la fotosíntesis neta (Yordanov *et al.*, 2003).

De forma complementaria, una medida relacionada directamente con la disminución de la conductancia estomática es la temperatura de la hoja ya que el cierre de los estomas evita la disipación de la energía en forma de calor (Siddique *et al.*, 2000, Liu *et al.*, 2011a). En las tres variedades se evidenció aumento de la temperatura foliar en condiciones de déficit, lo que sugiere un cierre estomático como respuesta al estrés déficit hídrico sentido por planta. Los valores de menor  $\Psi_h$  foliar coincidieron con los valores más altos de temperatura; sugiriendo una regulación de la cantidad de agua a través de la disminución de la conductancia estomática

#### *Fotosíntesis neta (A), conductancia estomática ( $g_s$ ) y transpiración (E)*

En las tres variedades de papa, el déficit hídrico redujo la A,  $g_s$  y E (Fig. 2-6); mientras que un día después de rehidratación se indujo recuperación en estos parámetros a los valores de las plantas irrigadas. La disminución en  $g_s$  evidenciada, también causó la disminución en la asimilación de CO<sub>2</sub> como se ha observado en muchos cultivares sensibles al estrés hídrico (Zlatev y Yordanov, 2004; Sanda *et al.*, 2011; Zegada-Lizarazo y Monti 2013). La reducción en A por déficit hídrico es consistente con lo reportado en plantas de papa y tomate (Moorby *et al.*, 1975; Ierna y Mauromicale, 2006;

Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010) y se asocia con limitación estomática; debido a que  $g_s$  se redujo progresivamente con el periodo de estrés en las variedades de papa hasta valores inferiores a  $0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . En general, las limitaciones estomáticas son más frecuentes en condiciones de estrés leve a moderado, mientras que las limitaciones no estomáticas son más frecuentes cuando la severidad del estrés aumenta (Zlatev y Yordanov, 2004; Sanda *et al.*, 2011; Zegada-Lizarazo and Monti 2013). La alta disminución observada en la conductancia estomática y en la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  en condiciones de estrés para las 3 variedades sugiere que el cierre estomático fue un factor limitante para la fotosíntesis neta. La reducción en  $A$  puede ser influenciada negativamente por el déficit hídrico, como un mecanismo de tolerancia a sequía cuando la  $g_s$  y el  $\Psi_h$  alcanzan valores inferiores a  $0.3 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $-0.6 \text{ MPa}$  respectivamente (Tourneux *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2005, Ahmadi *et al.*, 2010). No obstante, la mayor disminución en la fotosíntesis neta en las variedades P. Suprema y D. Capiro podría sugerir la presencia de limitaciones no estomáticas adicionales (Sanda *et al.*, 2011, Zegada-Lizarazo y Monti 2013). Acorde con otros autores, el cierre estomático es la estrategia utilizada por las plantas para mantener el estado hídrico cuando el CRA se reduce por debajo del 80% (Silva *et al.*, 2009; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010). En este estudio, la reducción en  $g_s$  está estrechamente relacionado con el estado hídrico en la hoja hasta ( $\Psi_h$  foliar  $-2.0 \text{ MPa}$  y de CRA hasta del 75%) al final del periodo de déficit. Paralelamente, el cierre estomático redujo la disponibilidad interna de  $\text{CO}_2$  en el mesófilo y con ello también se disminuyó  $A$  (Alizadeh *et al.*, 2011; Graca *et al.*, 2010; Yordanov *et al.*, 2003). Moorby *et al.*, (1975) determinaron que el efecto primario de un periodo de sequía sobre plantas de papa es la reducción de la fotosíntesis neta hasta del 13% ( $9.8 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) con respecto a las plantas irrigadas ( $11.2 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Bajo déficit hídrico, la participación del ABA en el mantenimiento del balance hídrico en el continuo suelo-planta-atmósfera posee dos componentes que funcionan coordinadamente; a nivel de las células de la hoja, la síntesis de ABA determina reducción en la pérdida de agua por transpiración mediante el cierre estomático (Parent *et al.*, 2014; Pantin *et al.*, 2013) y a nivel de la raíz (en el parénquima vascular), la síntesis de ABA disminuye la conductividad hidráulica por inactivación de acuaporinas, lo que reduce la permeabilidad en los haces vasculares y reduce el suministro de agua a la planta (Parent *et al.*, 2014 y Pantin *et al.*, 2013). Bayramov *et al.*, (2010) en plantas de trigo, proponen otro componente que puede participar en la reducción de la fotosíntesis neta bajo déficit hídrico severo relacionado con la reducción del contenido de varias enzimas que actúan en reacciones del ciclo de Calvin, como la sedoheptulosa-1,7-bisfosfatasa (SBP), transketolasa (TK), NADP-gliceraldehido-3 dehidrogenasa (NADP-GAPDH) y la Rubisco activasa (Buchanan *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2013). Como condición derivada del cierre estomático, la restricción en la entrada de  $\text{CO}_2$  reduce la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) en el mesófilo foliar, lo que así mismo reduce la fotosíntesis (Lawlor y Cornic, 2002); sin que la regeneración y actividad de la enzima Ribulosa 1, 5 Carboxilasa Oxigenasa sea afectada por el déficit hídrico (Wingler *et al.*, 2002; Lawlor y Cornic, 2002; Parry *et al.*, 2002; Bauwe *et al.*, 2010). Paralelamente, el cierre estomático restringe el ingreso de  $\text{CO}_2$  al mesófilo foliar y determina la reducción en la tasa de regeneración de NADPH a través del ciclo de Calvin, lo que también causa pérdida de electrones y sobreredución de  $\text{O}_2$  en la reacción de Mehler (Cruz de Carvalho, 2008; Kar, 2011). La recuperación de  $g_s$  después de rehidratación muestra la capacidad de las variedades de *S. tuberosum* L. para restaurar la apertura estomática y favorecer la asimilación de  $\text{CO}_2$  incrementando  $A$ . Sin embargo, Esmeralda toleró el periodo de déficit hídrico más tiempo (6 días); así mismo al primer día de rehidratación,

Esmeralda restauró la A en 97.98% con respecto a las otras variedades, que restauraron la A pero en menor magnitud. Estas respuestas permiten sugerir que los efectos del déficit hídrico no fueron deletéreos; por ello las plantas conservaron la capacidad de recuperación. Teniendo en cuenta que bajo la suspensión del riego, la eficiencia máxima del PS II ( $F_v/F_m$ ) en las tres variedades de papa no presentó valores inferiores a 0.8, se sugiere que la reducción en la fotosíntesis puede derivarse de limitaciones estomáticas principalmente y no de limitaciones no estomáticas (Xu et al, 2010; Lawlor y Cornic, 2002; Ramachandra et al, 2004). Sin embargo la disminución en ETR, Y(II) y qP y el aumento en NPQ sugieren una posible alteración leve en la fase de las reacciones dependientes de la luz, que no tuvo un efecto significativo en las tasas de fotosíntesis neta.

En adición, otro parámetro que frecuentemente se asocia con el rendimiento y productividad de los cultivos es el WUEi (Eficiencia en el uso del agua intrínseca), este en muchos casos es propuesto como un indicador de tolerancia a sequía (Blum, 2009; Hu et al., 2006; Boutraa et al., 2010; Nackley et al. 2104; Kinmonth-Schultz et al., 2011). El incremento en la WUEi en las tres variedades de papa, inducida por la restricción progresiva de agua se relacionan con la reducción en la fotosíntesis neta propuesta por Ahmadi et al., (2010) en plantas de papa variedad Folva, en la que la  $g_s$  se redujo más rápidamente que la A determinando altas WUEi y mayor eficiencia en el uso de agua bajo sequía. Se propone que los genotipos que han desarrollado estrategias para maximizar la capacidad de absorción del agua del suelo e incrementar la difusión de  $CO_2$  al interior del mesófilo pueden ser consideradas tolerantes a sequía (Blum, 2009; Boutra et al., 2010; Hu et al., 2006). Comparando las tres variedades de papa, Esmeralda aumentó WUEi en 84.44% al 4 día de déficit mientras las otras variedades la redujeron. Después de 1 día de rehidratación, la WUEi se recuperó con respecto a los valores de los controles irrigados en 25.08% en D. Capiro, 23.43% en P. Suprema y 15.89% en Esmeralda. Nackley et al. (2104) proponen que el aumento de la concentración de  $CO_2$  puede disminuir la conductancia estomática e incrementar la eficiencia en la carboxilación para atenuar el efecto del estrés por sequía. Las consecuencias del cierre estomático son diversas: reducción en el crecimiento y en la acumulación de biomasa, causados por la baja tasa de intercambio gaseoso de  $CO_2$  y  $O_2$ , importante en los procesos de fotosíntesis neta y respiración (Germ et al., 2007; Lawlor y Cornic, 2002; Ramachandra et al., 2004; Flexas y Medrano, 2002).

#### *Variables derivadas de Fluorescencia $F_v/F_m$ , Y(II), ETR, qP y NPQ*

Los patrones de cambio en parámetros de la fluorescencia de la clorofila como  $F_v/F_m$ , Y(II), ETR, qP y NPQ han sido reportados como indicadores de sensibilidad para medir el efecto del estrés hídrico sobre el aparato fotosintético independiente del comportamiento estomático (Maxel y Johnson, 2000 y Gonzales et al., 2008, Zegada y Monti, 2103). En este estudio, el periodo de déficit hídrico promovió cambios en  $F_v/F_m$ , Y(II), ETR, qP y NPQ en las variedades de *S. tuberosum* L. que indican alta capacidad de autorregulación funcional del PSII que contribuye con la alta capacidad de tolerancia de las plantas de papa bajo sequía, así mismo alta capacidad de recuperación después de rehidratación. En las variedades de papa el periodo de déficit hídrico no indujo reducción en la eficiencia del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ); mientras influenció reducción en Y(II), ETR y qP y aumento en NPQ, que sugieren leve alteración de las reacciones dependientes de luz. El incremento en la disipación de calor NPQ (Cazzonelli, 2011, Jones, 2013, Havaux y Niyogi, 1999), también encontrada en este estudio, al final del

periodo de déficit en 307% en D. Capiro, 347% en P. Suprema y 103% para Esmeralda, se relaciona con la protección del aparato fotosintético a partir del ciclo de la zeaxantina, antheraxantina y violaxantina (Cazzonelli, 2011, Jones, 2013, Havaux y Niyogi, 1999).

Igualmente, el periodo de déficit hídrico indujo reducción en la captura de luz  $qP$  en las variedades de papa, causada por la reducción o cierre de los centros de reacción (Zlatev y Yordanov, 2004), como resultado de una reducción de la tasa de transferencia de electrones al final del periodo de déficit en 72.68% para D. Capiro, en 73.8% para P. Suprema y en 96.95% para Esmeralda. Bajo las condiciones ambientales del estudio, la  $F_v/F_m$  fue óptima (no inferior a 0,83) (González *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2006 y Maxel y Johnson, 2000) y se correlaciona con el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Kao y Forseth, 1992; Li *et al.*, 2006) e indica que no hubo daño al PSII en condiciones del estrés (Garg *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2006). Zlatev y Yordanov (2004) indican que el daño al PSII bajo déficit hídrico ocurre por fotoinactivación del PSII asociada con la degradación de la proteína D1 (Huseynova *et al.*, 2007). Se sugiere, que el daño al aparato fotosintético, puede ser mitigado por reparación del PSII mediante la síntesis de la proteína D1 (Huseynova *et al.*, 2007). Así mismo, se propone que la reducción en  $F_v/F_m$  puede ser causada por la reoxidación de la quinona A, lo que a la vez reduce la transferencia de electrones y genera cambios en el ciclo de Calvin (Zlatev y Yordanov, 2004).

Por el contrario, cuando el estrés hídrico induce reducción en la máxima eficiencia de excitación del PSII ( $F_v/F_m$ ), los centros de reacción están reducidos (cerrados) y no pueden capturar energía, lo que reduce la transferencia de electrones desde el fotosistema II al fotosistema I (González *et al.*, 2008 y Maxel y Johnson, 2000, Garg *et al.*, 2002 y Li *et al.*, 2006). Después de 1 día de rehidratación, los parámetros  $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ , ETR,  $qP$  y NPQ se recuperaron con respecto a los controles en las tres variedades de *S. tuberosum* L. Bajo condiciones de adecuada hidratación, cuando la hoja es irradiada, el incremento en la fluorescencia es explicado como un resultado de la ganancia de electrones (reducción de la quinona A- $Q_A$ ) y otros aceptores de electrones del PSII como la plastocianina, los cuales aparecen reducidos y no pueden aceptar sino un electrón a la vez, es decir que cuando muchos centros de reacción están en estado reducido se conduce a una reducción en la eficiencia fotoquímica con su correspondiente incremento en la fluorescencia (González *et al.*, 2008; Maxwell y Johnson, 2000).

#### *Clorofila a, clorofila b, clorofila total, relación Clorofila a/ Clorofila b y carotenoides*

Un rasgo relacionado con la restricción de agua es la concentración de clorofila, el cual también se relaciona con cambios en la capacidad fotosintética y en el rendimiento de los cultivos (Berger *et al.*, 2010; Zaefizadeh *et al.*, 2010; Herbingier *et al.*, 2002). Teixeira y Pereira (2007) y Li *et al.* (2006) reportan incremento en la concentración de clorofila en condiciones de estrés hídrico (Teixeira y Pereira, 2007; Li *et al.*, 2006) y este se ha asociado con la tolerancia de las plantas al déficit hídrico (Deeba *et al.*, 2012). En condiciones de estrés hídrico para algunas plantas se ha reportado la disminución en la concentración de clorofila, asociado con el aumento de la enzima clorofilasa o el incremento en su degradación y esto se ha relacionado con la sensibilidad de las plantas a déficit hídrico (Mihailović *et al.*, 1997, Gadallah 1995). El aumento en la degradación de las clorofilas en muchas plantas también se ha asociado con el aumento de las ROS

generadas en el estrés hídrico por el desbalance entre las dos fases de la fotosíntesis (Surendar *et al.*, 2013, Ghobadi *et al.*, 2013). En las variedades D. Capiro y P. Suprema se registró una leve disminución de la concentración de clorofilas a y total en condiciones del estrés, lo cual es semejante a lo reportado para plantas de papa alfalfa, trigo y cebada (Ganji *et al.*, 2012; Rong-hual *et al.*, 2006). Por el contrario, la variedad Esmeralda presentó un incremento en la concentración de clorofila a y clorofila total, relación clorofila a/ clorofila b a partir de los 5 días de déficit de riego (Teixeira y Pereira, 2007; Li *et al.*, 2006; Deeba *et al.*, 2012). El incremento en la concentración de clorofila en plantas de papa sometidas a sequía fue registrada por Teixeira y Pereira (2007) en *S. tuberosum* L. cv. Desirée. En algodón, un nivel de déficit hídrico promovió el incremento en la concentración de clorofila, y con ello se incrementó la tasa fotosintética y la capacidad para tolerar condiciones de sequía (Deeba *et al.*, 2012). Así mismo, en el genotipo Kavir de trigo, la suspensión de riego en la etapa de antesis indujo incremento en la concentración de clorofila, por ello se clasificó como tolerante a déficit hídrico (Ganji *et al.*, 2012). La restricción en el suministro de agua está relacionada con incremento en la concentración de clorofila en genotipos tolerantes (Li *et al.*, 2006; Deeba *et al.*, 2012) con respecto a genotipos sensibles a sequía, dependiendo de la severidad y duración (Kpyoarissis *et al.*, 1995, Arjenaky *et al.*, 2012). Considerando que la clorofila tiene como función absorber la energía de la luz y transferirla a los centros de reacción para su posterior conversión a energía química en las reacciones del ciclo de Calvin-Benson; aquí se propone que el incremento en la concentración de clorofila evidenciado en Esmeralda, es un rasgo que se asocia con mayor capacidad de tolerancia a déficit hídrico, como es el caso de la variedad Esmeralda. El incremento en la concentración de clorofila se asocia con tolerancia a sequía, porque permite a las plantas enfrentar mejor la sequía debido a que puede generar incremento en la fotosíntesis, la cual aporta carbohidratos que la planta puede invertir como sustrato respiratorio para desplegar los mecanismos de tolerancia a la sequía (Buchanan *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2013).

En contraste, los genotipos que reducen la concentración de clorofilas en respuesta a déficit hídrico, son considerados sensibles (Zaatiefizadeh *et al.*, 2010; Herbinger *et al.*, 2002); Aquí, D. Capiro y P. Suprema redujeron moderadamente la concentración de clorofilas. Esta reducción es consistente con la reportado en ciertos genotipos de algodón (Deeba *et al.*, (2012); así como en plantas de jatrofa (Silva *et al.*, 2012) y girasol (Ghobadi *et al.*, 2013) sometidas a déficit hídrico. Bajo condiciones de déficit hídrico, la reducción en la concentración de clorofilas es el resultado del daño al cloroplasto causado por la alta producción de especies reactivas de oxígeno y es un indicador de la sensibilidad de las plantas frente a esta condición de estrés (Herbinger *et al.*, 2002; Zaefizadeh *et al.*, 2010; Sapeta *et al.*, 2013). Igualmente, la disminución en la concentración de clorofilas a y b es el resultado de una baja tasa de síntesis de pigmentos y de la degradación de estos en respuesta a estrés oxidativo (Smirnoff, 1993).

En adición, para plantas como trigo (Herbinger *et al.*, 2002), maíz (Efeoglu *et al.*, 2009) y girasol (Ghobadi *et al.*, 2013) en condiciones de estrés se ha observado un aumento en la concentración de carotenoides como un mecanismo importante de defensa ya que tienen un efecto antioxidante y evitan la sobre-reducción del aparato fotosintético (Pierantozzi *et al.*, 2013, Herbinger *et al.*, 2002, Ghobadi *et al.*, 2013). Los resultados de este estudio, muestran que las tres variedades de papa presentaron incremento en la concentración de carotenoides desde el primer día de déficit hídrico para Esmeralda y D. Capiro y desde el 2 día de déficit para P. Suprema; siendo mayor para la variedad



Esmeralda y menor para D. Capiro. Este aumento de carotenoides podría ser un mecanismo de defensa ante la presencia de estrés en la fase foto causado por la limitación en el flujo de entrada de CO<sub>2</sub> (Efeoglu *et al.*, 2009, Cazzonelli 2011; Ashraf y Harris 2013, Ghobadi *et al.*, 2013), más eficaz en la variedad Esmeralda. El incremento significativo en el contenido de carotenoides especialmente en Esmeralda es consistente con lo reportado en árboles de oliva (Pierantozzi *et al.*, 2013) y plantas de algodón (Deeba *et al.*, 2012) sometidos a déficit hídrico. El incremento en la concentración de carotenoides reportado por varios autores (Cazzonelli, 2011, Mortensen y Skibsted, 1997), se relaciona con foto protección (Elsheery y Cao, 2008) causado por el déficit hídrico; respuesta que se puede asociar con tolerancia a sequía, porque permite a las plantas enfrentar mejor la sequía debido a que permite mantener la fotosíntesis bajo déficit hídrico (Buchanan *et al.*, 2000; Jones *et al.*, 2013).

#### *Temperatura de la hoja*

Una respuesta relacionada con la disminución de la conductancia estomática es el incremento en la temperatura de la hoja, debido a que el cierre de los estomas impide la disipación de la energía en forma de calor (Siddique *et al.*, 2000, Liu *et al.*, 2011a). En las tres variedades de papa se observó un aumento de la temperatura foliar que se puede asociar con el cierre estomático como respuesta temprana al estrés déficit hídrico sentido por planta. Los valores más bajos de  $\Psi_h$  foliar (cerca de -2.0 MPa) coincidieron con los valores más altos de temperatura, lo que permite sugerir una regulación de la cantidad de agua a través de la disminución de la conductancia estomática. Estos resultados son acordes con lo reportado en plantas de papa (Liu *et al.*, 2011), algodón (Palla *et al.*, 1967), trigo (Lu y Zhang 1999) y frijol (Miyashita *et al.*, 2005) sometidas a déficit hídrico, en las que la restricción en la disponibilidad de agua en el suelo, indujo incremento en la temperatura foliar. La temperatura foliar se puede correlacionar negativamente con la transpiración, lo cual se confirma en el presente estudio, a menor transpiración mayor temperatura de la hoja. Estudios previos han confirmado que el incremento en temperatura foliar pueden ser atribuido a baja transpiración por cierre estomático (Lu y Zhang 1999; Liu *et al.*, 2011) evidenciada en las plantas de las variedades de papa. El incremento en la temperatura de la hoja debido a baja  $g_s$  también se ha reportado en plantas de frijol (Miyashita *et al.* 2005). Debido a que el ABA tiene una importante función en el mecanismo de cierre estomático bajo condiciones de déficit hídrico (Brodrick *et al.*, 2011 y Parent *et al.*, 2014). Cowman y Troughton (1971), proponen que los estomas desempeñan un papel en el intercambio gaseoso y la difusión de vapor de agua en las plantas; por ello proponen que la regulación estomática es óptima cuando favorece el balance entre la transpiración y el intercambio gaseoso. Así mismo, la capacidad de recuperación de las variedades de papa fue demostrada, debido a que 1 día después de rehidratación, la temperatura de la hoja en las tres variedades de papa se restauró en 106.2% para D. Capiro, 88.65% en P. Suprema y 93.38% en Esmeralda.

#### *Parámetros de crecimiento y rendimiento en las plantas de S. tuberosum L.*

La reducción en el crecimiento de las plantas sometidas a restricción hídrica ha sido reportado en solanáceas como papa (Ierna y Mauromicale, 2006, Lahlou *et al.*, 2003; Germ *et al.*, 2007) y tomate (Bray 1998; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010). En este estudio, se presentó reducción significativa en la LT (P. Suprema), la MSH (las tres

variedades), la MSTa (P. Suprema), la MST (P. Suprema) y RT por planta (Esmeralda) bajo la condición de déficit hídrico con respecto a la de irrigación; así como la pronta recuperación en los parámetros fisiológicos, permiten sugerir que las plantas estuvieron sometidas a un estrés moderado; considerando que el periodo de déficit se aplicó una vez al inicio de la etapa de inducción de tuberización. Varios autores proponen que la severidad de los efectos del déficit hídrico en los cultivos depende de la variedad, la duración de la sequía y del estado de desarrollo de las plantas (Tourneux *et al.*, 2003; Deblonde *et al.*, 2001). La reducción en los parámetros de crecimiento mencionados en las plantas sometidas a déficit hídrico, puede estar asociado con la reducción de la fotosíntesis neta y en el estado hídrico de las plantas ( $\Psi_h$  foliar y CRA) (Shao *et al.*, 2008; Medeiros *et al.*, 2012; Medeiros *et al.*, 2012; Sapeta *et al.*, 2013) componentes que actuaron conjuntamente. Se sugiere, que la reducción en el crecimiento en las plantas sometidas a déficit puede estar asociada con la baja absorción y disponibilidad de agua, por bajos potenciales hídricos en el suelo, que causaron cierre estomático (Shao *et al.*, 2008; Medeiros *et al.*, 2012). Así mismo, se propone que el déficit hídrico afecta negativamente el crecimiento de las plantas (Xu *et al.*, 2010; Shao *et al.*, 2008; Medeiros *et al.*, 2012; Sapeta *et al.*, 2013), debido a que reduce la presión de turgencia requerida en los procesos de crecimiento (Parent *et al.*, 2014; Lahlou *et al.*, 2003). En las plantas de papa de las tres variedades, el déficit hídrico por bajo potencial ( $\Psi_h$  foliar cercano a 2.0 MPa), generó disminución en el CRA, disminución en la tasa de fotosíntesis por limitación estomática principalmente, y todos estos cambios pudieron participar en la reducción del crecimiento. La baja absorción de agua por baja  $g_s$  (Parent *et al.*, 2014; Pantin *et al.*, 2013) reduce el CRA en las células y reduce el suministro de agua para soportar el crecimiento de células y tejidos; por ello la acumulación de MST sfue reducida bajo déficit. La reducción en la MST en las tres variedades también está asociada con la reducción en las tasas de fotosíntesis neta registrada, translocación de fotoasimilados y otros procesos de crecimiento (Shao *et al.*, 2008). El cierre estomático se asocia con baja acumulación de biomasa, ocasionada por la disminución en tasa de intercambio gaseoso de  $CO_2$  y  $O_2$ , importante en los procesos de fotosíntesis y respiración; procesos que determinan reducción en el crecimiento de los órganos vegetales (Lawlor y Cornic, 2002; Ramachandra *et al.*, 2004; Ierna y Mauromicale, 2006). El limitado suministro de agua en el continuo suelo-planta bajo condiciones de déficit hídrico, restringe la trasferencia de electrones para producir ATP y NADPH y el ciclo de Calvin o ciclo de fijación y reducción de  $CO_2$  (Sapeta *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2010; Shao *et al.*, 2008; Medeiros *et al.*, 2012) y reduce el crecimiento.

En adición, bajo déficit hídrico la síntesis de ABA a nivel de las células foliares, causa reducción en la pérdida de agua por transpiración mediante el cierre estomático, en la raíz el ABA disminuye la conductividad hidráulica por inactivación de acuaporinas, lo que reduce la permeabilidad en los haces vasculares (Parent *et al.*, 2014; Pantin *et al.*, 2013). Los altos niveles de ABA en las etapas vegetativa y reproductiva de la plantas de papa bajo condiciones de estrés hídrico se pueden relacionar con la inhibición de la división y elongación celular reportada por Sreenivasulu *et al.*, (2012) y que ha sido demostrada por otros autores. La reducción en los parámetros de crecimiento de acuerdo a la variedad: MST, longitud del tallo, MSH y MSTa a los 123 dds, también se puede explicar considerando que bajo déficit hídrico el desbalance en el suministro de agua para mantener el continuo SPA de agua (Parent *et al.*, 2014) es responsable de la baja presión de turgencia, importante en procesos de división y elongación celular. En el estudio reportado por Lahlou *et al.*, (2003) en variedades de *S. tuberosum* L., el estrés por sequía redujo el número de tallos por planta en un 28%; así mismo el número de tubérculos fue reducido en un 7% en Nicola y 27% en

Monalisa. Igualmente, Ierna y Mauromicale (2010), en las variedades mediterráneas Sieglinde y Spunta (*S. tuberosum* L.) sometidas a déficit hídrico; se obtuvieron reducciones en la acumulación de materia seca en tallos y hojas de la masa seca total bajo estrés hídrico moderado fue del 12% (16.8 g planta<sup>-1</sup> versus 19.2 g planta<sup>-1</sup> en los controles) y 7.0% (22.2 g planta<sup>-1</sup> versus 24.0 g planta<sup>-1</sup> en los controles) respectivamente.

Estudios previos coinciden en afirmar que el rendimiento de tubérculos es afectado por el nivel de irrigación en el suelo (Deblonde y Ledent, 2001; Schittenhelm *et al.*, 2006); en *S. tuberosum* L. variedad 'Cara' se redujo el rendimiento de tubérculos aproximado a un 9.3% con reducción en el suministro de agua del 20%; mientras con aplicaciones de 40 y 60 % menos de riego, el rendimiento decreció 25.7 y 42.7%, respectivamente (Badr *et al.*, 2010). Por el contrario, en este estudio, aunque hubo reducción en el rendimiento de tubérculos bajo déficit hídrico, esta no fue significativa; posiblemente el periodo de déficit hídrico fue corto y después de la rehidratación las plantas lograron mitigar el efecto negativo del déficit. Posiblemente, al inicio de tuberización, la limitación hídrica redujo el ingreso de CO<sub>2</sub> al mesófilo foliar, la fotosíntesis y la síntesis de triosas fosfato y otros productos fotosintéticos (almidón, sacarosa, glucosa, fructosa) para que se translocaran desde las hojas fuente a los tubérculos y otros órganos en crecimiento activo (Dwelle, 1990; Menzel, 1985); sin embargo, después de rehidratación, las plantas restauraron la fotosíntesis a los valores de las plantas de los controles; por consiguiente, tuvieron la capacidad de translocar fotoasimilados para el crecimiento de tubérculos. En este estudio, aunque la variedad Esmeralda presentó las más alta fotosíntesis neta bajo déficit hídrico, la mayor reducción en el rendimiento con respecto a las otras variedades, posiblemente se debe a que fue la variedad que presentó estrés hídrico por más días (6); además se sugiere que el menor rendimiento en Esmeralda se debe a diferencias genéticas, debido a que bajo irrigación entre las tres variedades, la de menor rendimiento potencial fue Esmeralda. Además, se reconoce que la planta de papa es sensible al estrés por déficit hídrico; la disponibilidad de agua en el suelo no debe reducirse más del 30% para alcanzar óptimos rendimientos (Darwish *et al.*, 2006; Tourneux *et al.*, 2003). Un suministro adecuado de agua es determinante desde el inicio de la tuberización hasta que la planta alcanza la más madurez fisiológica para obtener rendimientos óptimos (Haverkort *et al.*, 1990; Onder *et al.*, 2005; Tourneux *et al.*, 2003). La restricción hídrica durante los diferentes estados de desarrollo de la papa reduce el crecimiento, el rendimiento, el número de tubérculos por planta y el tamaño y la calidad de estos (Karafyllidis *et al.*, 1996; Yuan *et al.*, 2003).

Con respecto al incremento no significativo en la relación raíz/ parte aérea en las tres variedades sometidas a déficit hídrico, se sugiere redistribución de fotoasimilados en favor de la raíz, como estrategia para reducir la superficie foliar y por consiguiente reducir la transpiración; así mismo como mecanismo para la obtención de agua del suelo. En la presente investigación, la relación raíz/parte aérea fue mayor en las plantas sometidas a déficit hídrico (1.72, 0.99 y 1.58) con respecto a las plantas irrigadas (1.52, 0.98 y 1.53) para las variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda respectivamente; por ello se puede afirmar que durante el periodo de sequía las plantas ajustaron el metabolismo de carbohidratos para crecimiento de la raíz para hacer más eficiente el aprovechamiento de agua (Singh y Singh 2006; Díaz-López *et al.*, 2012).

*Relaciones entre parámetros fisiológicos e índices de tolerancia*

En las variedades de papa sometidas a déficit hídrico del presente estudio, la reducción en  $\Psi_h$  foliar se relacionó con la reducción en el CRA; la baja disponibilidad de agua en el suelo causó el cierre estomático, y restringió la absorción y el transporte de agua en el continuo suelo-planta hasta las hojas (Santos *et al.*, 2013; Van den Bilcke *et al.*, 2013; Álvarez *et al.*, 2011; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Vos y Haverkort, 2007; Liu *et al.*, 2005; Medeiros *et al.*, 2012). Así mismo, el  $\Psi_h$  foliar se correlacionó positivamente con los parámetros asociados con la eficiencia fotosintética como A,  $g_s$ , E,  $F_v/F_m$ , Y(II), ETR y qP; de tal forma que al más bajo  $\Psi_h$  foliar (-2.0 MPa), hubo reducción en los parámetros mencionados (Fig. 2-6 y 2-8). Vos *et al.*, (1987) y Lawlor y Cornic (2002) afirman que bajo déficit hídrico hay reducción en la fotosíntesis por cierre estomático. Bajo déficit hídrico, en la hoja y en la raíz, la síntesis de ABA induce la expresión de genes involucrados en la defensa a déficit hídrico, entre los que se encuentra aquellos genes que codifican proteínas relacionadas con el cierre estomático (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997). Se resalta que las células guarda de las plantas de papa poseen la capacidad de reducir la pérdida de agua por E reduciendo  $g_s$ , con reducción en A por reducción en la  $g_s$  la cual limita el ingreso de  $CO_2$  utilizado en fotosíntesis neta. Así mismo, bajo sequía, el bajo  $\Psi_h$  foliar se asocia con la baja E, que causó incremento en la temperatura de la hoja debido a que la baja  $g_s$  limitó la E y la difusión de vapor de agua en las hojas para reducir la temperatura foliar (Miyashita *et al.*, 2005). El bajo  $\Psi_h$  foliar se correlacionó positivamente (Tabla 2-2) con la reducción en  $F_v/F_m$  (aunque no inferior a 0.8), Y(II), ETR y qP; resultado similar al reportado en plantas de arroz sometidas a sequía, cuando el  $\Psi_h$  foliar fue menor a -2.0 Mpa, la  $F_v/F_m$  decreció por daño en el PSII. La reducción en  $F_v/F_m$  por debajo de 0.8 sugiere daño al PSII (Garg *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2006); mientras la máxima eficiencia del PSII ( $F_v/F_m$ ) cuando no es afectada por estrés hídrico es una indicación de que la reducción en la fotosíntesis neta puede asociarse con limitación en la conductancia estomática cuando el estrés es moderado, como es el caso de las variedades de papa del presente estudio. La correlación positiva entre A con E y  $g_s$  permite sugerir que A se reduce por restricción estomática; así mismo, la baja A (a bajo  $\Psi_h$  foliar cercano a -2.0 MPa) se correlacionó positivamente con la disminución en Y(II), ETR y qP; lo que sugiere que la disminución en A también obedece a reducción en la captura de la luz y transporte de electrones, por alteración leve de la fase de reacciones dependientes de luz, sin que se presentará daño al PSII. Así mismo, la respuesta de la A se correlacionó negativamente con NPQ y contenido de carotenoides, lo que sugiere que al más bajo  $\Psi_h$  foliar, la planta incremento la síntesis de carotenoides para disipación térmica de energía por la vía de las xantofilas como lo sugiere varios autores (Cazzonelli, 2011, Mortensen y Skibsted, 1997) y se relaciona con foto protección (Elsheery y Cao, 2008) causado por el déficit hídrico.

Esmeralda presentó los más altos índices de tolerancia para parámetros fisiológicos como: A,  $g_s$ , E, CRA, TTE, WUEi, CHa, CHb, CH total, relación CHa/CHb y carotenoides; lo que puede indicar mayor capacidad de respuesta al déficit hídrico relacionada con reducción del potencial foliar hasta -2.0 MPa en un período más largo de tiempo, debido a su respuesta temprana de cierre estomático y menor transpiración, menor reducción en la tasa de fotosíntesis neta, mayor eficiencia en el uso del agua intrínseca, mayor concentración de clorofila a, b y carotenoides, menor incremento en la temperatura foliar, mayor incremento en la relación R/A, mayores actividades CAT y POD, mayor contenido de prolina, de proteína total y de azúcares totales; respuestas que varios autores han asociado como indicadores de tolerancia

a sequía (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2012; Cazzoneli *et al.*, 2011; Homayoun *et al.*, 2011; Graca *et al.*, 2010; Zegada-Lizarazu y Monti, 2013).

## 2.6 Conclusiones

- Las tres variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda toleraron potenciales hídricos que han sido asociados con el punto de marchitez permanente en otras variedades, sin presentar síntomas deletéreos relacionados con este nivel de estrés, como el daño al aparato fotosintético.
- El período de déficit hídrico corto entre 4 -6 días indujo cierre estomático progresivo con un descenso paralelo en la fotosíntesis neta, asociada con la baja asimilación de CO<sub>2</sub>, aunque los efectos de la limitación hídrica fueron casi completamente eliminados después de 1 día de rehidratación.
- La variedad Esmeralda presentó la más baja reducción de la fotosíntesis, lo cual puede ser explicado en parte por el incremento en la concentración de clorofilas, una característica que ha sido asociada con tolerancia a condiciones de estrés.
- Ninguna de las tres variedades presentó reducción significativa en el rendimiento de tubérculos, esto posiblemente por que ninguna presentó daño en el aparato fotosintético.
- En Esmeralda el incremento en el contenido de clorofila, así como la más baja reducción en la fotosíntesis y la alta WUEi permiten sugerir que ésta variedad tiene mayor capacidad de respuesta a períodos de déficit de riego más prolongados en las zonas de producción. Sin embargo, es necesario explorar esto al igual que otros rasgos relacionados con el mecanismo de respuesta a estrés.
- Las tres variedades pusieron en marcha estrategias de protección que evitaron el daño al aparato fotosintético; por ello, los patrones de cambio en Y(II), ETR y qP (disminución) y NPQ (aumento) bajo déficit hídrico permiten sugerir una alteración leve en la fase de las reacciones dependientes de la luz, que no tuvo un efecto significativo en la tasa de fotosíntesis neta.
- Las respuestas de recuperación en  $\Psi_h$ , el CRA, A,  $g_s$ , E, la eficiencia fotoquímica del PSII ( $F_v/F_m$ ), la concentración de clorofila, la temperatura de la hoja después de un día de rehidratación fueron suficientemente demostradas.
- Este experimento revela que mediante el seguimiento de parámetros como el potencial hídrico foliar, la temperatura de la hoja, la concentración de clorofila y la fluorescencia de la clorofila en los cultivos comerciales de papa, se puede reconocer la ocurrencia de déficit hídrico; así mismo estos parámetros pueden utilizarse como indicadores para analizar la respuesta de plantas de papa sometidas a sequía que puede ser aprovechados en programas de fitomejoramiento de papa.



### **3. Respuesta antioxidante y de ajuste osmótico en tres variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en condiciones de estrés hídrico por suspensión de riego**

#### **3.1 Resumen**

La restricción en la disponibilidad de agua es uno de los factores que más afecta la producción agrícola. La hipótesis planteada fue que con base en el comportamiento de las variedades en las zonas de producción, las tres variedades de *Solanum tuberosum* L. presentarían respuesta diferencial a un período de déficit hídrico por suspensión del riego. El objetivo de este estudio fue analizar las respuestas de plantas de papa de tres variedades Andinas de *S. tuberosum* L.: Diacol Capiro, Pastusa Suprema y Esmeralda por estrés hídrico e identificar los rasgos de tolerancia al estrés. Los tratamientos se dispusieron en el arreglo de parcelas divididas bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; en la parcela principal se evaluaron las variedades y en la subparcela el estado hídrico (déficit hídrico o irrigado). Las plantas irrigadas mantuvieron el  $\Psi_h$  foliar a valores cercanos a 0 MPa y un potencial matricial del suelo cercano a 0 KPa durante todo el ciclo de vida. El tratamiento de déficit hídrico se impuso por suspensión de riego a los 74 días después de siembra (dds) durante el estado de inducción de tuberización. El estrés hídrico se aplicó en un período corto de tiempo, 4 a 6 días, hasta alcanzar en el suelo potenciales matriciales cercanos a -45 Kilopascasles, que son considerados como causantes de estrés hídrico en papa. El nivel de estrés también se determinó midiendo el potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ) hasta valores más negativos a -1.6 MPa, como el punto de marchitez permanente del suelo para plantas de papa. El tratamiento de déficit hídrico se realizó hasta alcanzar un  $\Psi_h$  cercano a -2.0 MPa, después de lo cual las plantas fueron rehidratadas. Las tres variedades sin riego disminuyeron el  $\Psi_h$  foliar a partir del primer hasta un valor cercano a -2.0 MPa en periodo de tiempo diferente: 4 días para D. Capiro, 5 días para P. Suprema y 6 días para Esmeralda. En las tres variedades evaluadas, el déficit hídrico indujo incremento significativo ( $P \leq 0.01$ ) en la pérdida de electrolitos, el contenido de Malondialdehído, las enzimas antioxidantes como Catalasa y Peroxidasa, compuestos asociados con ajuste osmótico como prolina y azúcares reductores, azúcares totales y proteína total. En las plantas irrigadas de las tres variedades la pérdida de electrolitos varió entre 17.07 y 27.51%, el contenido de Malondialdehído varió entre 1.10 y 1.32  $\mu\text{mol g}^{-1}$  material vegetal fresco (MVF), la actividad específica Catalasa estuvo entre 21.41 y 69.01  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína y la Peroxidasa se mantuvo entre 0.99 y 1.36  $\Delta\text{A}436 \text{ nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína, el contenido de Prolina varió entre 31.08 y 53.08  $\mu\text{g g}^{-1}$  MVF, el contenido de azúcares reductores estuvo entre 0.22 y 0.50  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF, el

contenido total de azúcares varió entre 2.04 y 5.43  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF, el contenido total de proteína varió entre 4.15 y 4.29  $\text{mg g}^{-1}$  MVF. Bajo déficit de riego la pérdida de electrolitos más alta fue para Esmeralda entre los 2 y 6 días (entre 28.44 y 48.17%), el contenido de Malondialdehído fue el más alto a los 2 y 4 días para D. Capiro (2.10 y 2.49  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MVF) y a los 5 y 6 días para Esmeralda (2.30 y 1.96  $\mu\text{mol g}^{-1}$  material MVF), la actividad específica Catalasa fue más alta a los 2 días para D. Capiro (365.3  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína) mientras a los 4, 5 y 6 días fue más alta para Esmeralda (393, 411 y 493  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína), la actividad específica Peroxidasa fue más alta a los 4 días para D. Capiro (3.7  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína) mientras a los 5 y 6 días fue más alta para Esmeralda (5.1 y 7.3  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína), el contenido de Prolina más alto a los 2, 4, 5 y 6 días fue para Esmeralda (entre 413 y 1411  $\mu\text{g g}^{-1}$  MVF), el contenido de azúcares reductores más alto a los 2, 4 y 5 días fue para P. Suprema (entre 1.70 y 2.33  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF) y a los 6 días para Esmeralda (2.02  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF), el contenido total de azúcares entre los 2 y 6 días fue para P. Suprema (9.82 y 15.33  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF), el contenido de proteína total a los 4 días para D. Capiro (4.49  $\text{mg g}^{-1}$  MVF), 5 días para (4.49  $\text{mg g}^{-1}$  MVF), 5 (4.52  $\text{mg g}^{-1}$  MVF). Al primer día de rehidratación, solamente el contenido de proteína se recuperó a los valores de las plantas irrigadas en las tres variedades; no obstante los demás parámetros de respuesta bioquímica no se restauraron mostrando baja capacidad de recuperación de las plantas de las tres variedades evaluadas. Con base en los resultados, la variedad de *S. tuberosum* L. que presentó mejor respuesta frente a déficit de riego en enzimas antioxidantes, malondialdehído y osmolitos fue Esmeralda; mientras P. Suprema presentó contenido más alto de azúcares reductores y azúcares totales. Así mismo, estos resultados demuestran que las variedades de papa evaluadas desplegaron componentes asociados con el mecanismo de defensa antioxidante de carácter enzimático para proteger moléculas y estructuras celulares e igualmente activaron mecanismos de ajuste osmótico mediante la síntesis de prolina y azúcares reductores para reducir la pérdida de agua bajo condiciones de déficit hídrico.

**Palabras clave:** sequia, antioxidante, ajuste osmótico, recuperación.

## Abstract

The restriction in the availability of water is one of the factors that affect agricultural production. The hypothesis was that based on the performance of the varieties in the production areas, the three varieties of *Solanum tuberosum* L. showed differential response to a period of water deficit by irrigation suspension. The aim of this study was to analyze the responses of plants of three Andean potato varieties *Solanum tuberosum* L.: Diacol Capiro, Pastusa Suprema and Emerald water stressed and identify stress tolerance traits. The treatments were arranged in split arrangement under the design of randomized complete block with three replicates plots; in the main plot varieties (or irrigated water deficit) were evaluated and water status they in the subplot. Irrigated plants maintained  $\Psi_h$  foliar at values close to 0 MPa and soil matric potential near 0 kPa throughout the life cycle. The drought treatment was imposed by suspending irrigation at 74 days after sowing (DAS) for the state tuber induction. Water stress was applied in a short period of time, 4-6 days until the ground near -45 Kilopascals values that are considered to cause water stress in potato. The stress level was also determined midiento leaf water potential ( $\Psi_h$ ) to more negative at -1.6 MPa, as the wilting point values for potato plants. The drought treatment was performed until a  $\Psi_h$  close to -2.0 MPa, after



which the plants were rehydrated. The three varieties without irrigation leaf  $\Psi_h$  decreased from the first to a value close to -2.0 MPa in different time period: 4 days to D. Capiro, five days to P. Suprema and six days to Esmeralda. In the three varieties evaluated, the water deficit induced significant increment ( $p \leq 0.01$ ) in the leakage electrolytes, Malondialdehyde content, antioxidant enzymes such as catalase and peroxidase, compounds associated with osmotic adjustment as proline and reducing sugars, total sugars and total protein. In irrigated plants of the three varieties, leakage electrolytes varied between 17.07 and 27.51%, Malondialdehyde content varied between 1.10 and 1.32  $\mu\text{mol g}^{-1}$  fresh plant material (MVF), Catalase specific activity was between 21.41 y 69.01  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  protein and the Peroxidase remained between 0.99 y 1.36  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  protein, the proline content varied between 31.08 and 53.08  $\mu\text{g g}^{-1}$  MVF, the reducing sugar content was between 0.22 and 0.50  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF, the total sugar content varied between 2.04 and 5.43  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF, the total protein content varied between 4.15 and 4.29  $\text{mg g}^{-1}$  MVF. Under deficit irrigation, leakage electrolyte was higher for Esmeralda between 2 and 6 dat (between 28.44 and 48.17%), the Malondialdehyde content was the highest at 2 and 4 days for D. Capiro (2.10 and 2.49  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MVF) and at 5 and 6 days for Esmeralda (2.30 and 1.96  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MVF), catalase specific activity was highest at 2 days for D. Capiro (365.3  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  protein) as 4, 5 and 6 days was higher for Emeralda (393, 411 y 493  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  protein), the peroxidase specific activity was higher after 4 days to D. Capiro (3.7  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  protein) as a 5 and 6 days was higher for Emeralda (5.1 y 7.3  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  protein), the highest content of proline at 2, 4, 5 and 6 days was to Emeralda (between 413 and 1411  $\mu\text{g g}^{-1}$  MVF), the contents of reducing sugars was highest at 2, 4 and 5 days for P. Suprema (between 1.70 and 2.33  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF) and 6 days to Emeralda (2.02  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF) content total sugars between 2 and 6 days was to P. Suprema (9.82 and 15.33  $\mu\text{g mg}^{-1}$  MVF), total protein content after 4 days to D. Capiro (4.49  $\text{mg g}^{-1}$  MVF), 5 days (4.49  $\text{mg g}^{-1}$  MVF), 5 (4.52  $\text{mg g}^{-1}$  MVF). The first day of rehydration, only the protein content recovered to the values of the irrigated plants in the three varieties; however the other parameters biochemical response were not restored showing low capacity of recuperation of the plants of the three varieties evaluated. Based on the results, the variety of *S. tuberosum* L. wich presented better response to deficit irrigation in antioxidant enzymes, malondialdehyde and osmolytes was Esmeralda; while P. Suprema presented higher reducing sugars and total sugars content. Thereby, these results demonstrate that the potato varieties evaluated deployed components associated with the antioxidant defense mechanisms enzymatic to protect cellular structures and also osmotic adjustment mechanisms activated by the synthesis of proline and reducing sugars to reduce water loss under water deficit.

### 3.2 Introducción

El cambio climático a nivel global ha causado una aumento en las emisiones de gases invernadero y en la temperatura, produciendo modificaciones en los patrones de precipitación (Arnell, 2004; Hitz y Smith, 2004). Estas variaciones climáticas han llevado a una disminución en la disponibilidad de agua, aumentando la frecuencia y la severidad del déficit hídrico en las plantas cultivadas (Oky y Kanae, 2006 y Mal *et al.*, 2006). En este escenario es necesario obtener cultivares que toleren las condiciones de estrés (Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 2007; Bartels y Ramanjulu, 2005; Zegada-Lizarazu y

Monti, 2013; Sanda *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2010), así como entender los mecanismos que permiten a las plantas alcanzar estos niveles de tolerancia (Munné-Boscha *et al.*, 2009; Kulkarni y Phalke, 2009; Yuan *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2006; Haverkort *et al.*, 1990; Jefferies y Macerron, 1987).

Las plantas han desarrollado mecanismos para adaptarse al déficit hídrico, que incluyen el aumento en la toma de agua (Shao *et al.*, 2008) o la disminución de la pérdida de ésta (Morales *et al.*, 2013, Da Silva *et al.*, 2008, Farhad *et al.*, 2011; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010). El ajuste osmótico por síntesis y acumulación de solutos compatibles en el citoplasma y la vacuola reduce el potencial osmótico y mantiene el contenido celular de agua (Serraj y Sinclair, 2002). Estos osmolitos incluyen azúcares como sacarosa y fructosa y aminoácidos como la prolina (Chen y Murata, 2002). Los solutos compatibles, además, ejercen un efecto protector sobre las macromoléculas y estructuras celulares disminuyendo el daño que causa el estrés oxidativo (Hasegawa *et al.*, 2002; Sakamoto y Murata, 2002; Madhava *et al.*, 2006; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Farhad *et al.*, 2011). Bajo condiciones de sequía se ha reportado incremento en el contenido de prolina en plantas de papa (Knipp y Honermeimer, 2006; Yanga *et al.*, 2013), tomate (Claussen, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), y crisantemo (Sun *et al.*, 2013); así mismo, en el contenido de azúcares reductores en plantas de papa (Brunton *et al.*, 2007) y maíz (Pimentel, 1999) y de prolina y azúcares reductores en plantas de papa (Farhad *et al.*, 2011), frambuesa (Morales *et al.*, 2013) y soya (Da Silva *et al.*, 2008).

Las plantas para evitar la pérdida de agua durante el déficit hídrico cierran los estomas en un proceso mediado por el ácido abscísico (Macková *et al.*, 2010; Bray, 1988). El cierre estomático reduce la pérdida de agua pero restringe la entrada de CO<sub>2</sub> y causa un desacople entre las dos fases de la fotosíntesis neta, generando la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) (Mittler, 2002; Noctor *et al.*, 2014; Khanna-Chopra y Selote, 2007). Adicionalmente, en déficit hídrico severo, puede haber daño en la estructura del aparato fotosintético lo cual causa fotoinhibición y aumenta la producción de ROS (Gobhadi *et al.*, 2013; Surendar *et al.*, 2013; Deeba *et al.*, 2012).

El aumento de ROS en condiciones de estrés hídrico ha sido reportado en plantas de papa (Weneger y Jansen, 2013, Gabriel *et al.*, 2013), tomate (Romero-Romero *et al.*, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), crisantemo (Sun *et al.*, 2013) y algodón (Deeba *et al.*, 2012) entre otras. Las ROS alteran el funcionamiento de las plantas debido a que los principales componentes celulares blanco de éstos son los lípidos, las proteínas, los ácidos nucleicos y las enzimas (Blokhina *et al.*, 2003; Yordanov *et al.*, 2003; Masoumi *et al.*, 2010; Cruz de Carvalho *et al.*, 2008; Noctor *et al.*, 2014). Uno de los principales daños causados por las ROS, es la peroxidación de los ácidos grasos insaturados de las membranas lo que disminuye su estabilidad, alterando su permeabilidad y modificando el metabolismo celular (Yordanov, 2003). El grado de daño de las membranas celulares causado por el estrés hídrico puede determinarse por la pérdida de electrolitos de la célula (Masoumi *et al.*, 2010; Yordanov, 2003). En plantas de maíz (Valentovic *et al.*, 2006), trigo (Baji *et al.*, 2001) y girasol (Gobhadi *et al.*, 2013) se ha reportado la pérdida electrolitos en estrés hídrico. Otro indicativo de la peroxidación lipídica en las membranas es el Malondialdehído (MDA), formado por la descomposición de los peróxidos lipídicos (Pandey *et al.*, 2010). En condiciones de estrés hídrico se ha encontrado un incremento en el contenido de MDA en plantas como tomate (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), algodón (Deeba *et al.*, 2012), caña de azúcar (Boaretto *et al.*, 2014) y ají (Anjum *et al.*, 2012).

Las plantas han desarrollado diferentes mecanismos de respuestas para mitigar el efecto de las ROS que se generan bajo condiciones de estrés, principalmente la producción de antioxidantes y de moléculas protectoras de macromoléculas y estructuras (Noctor *et al.*, 2014; Cruz de Carvalho, 2008; Shirivali *et al.*, 2003; Mittler, 2002; Shinozaki y Yamaguchi-Shinozaki, 1997; Khanna-Chopra y Selote, 2007). Bajo condiciones de estrés por déficit hídrico plantas de papa (Weneger y Jansen, 2013, Gabriel *et al.*, 2013), tomate (Romero-Romero *et al.*, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010) y crisantemo (Sun *et al.*, 2013) han aumentado los antioxidantes enzimáticos que detoxifican las ROS, como catalasa (CAT) (Sun *et al.*, 2013; Deeba *et al.*, 2012; Boaretto *et al.*, 2014; Anjum *et al.*, 2012), superóxido dismutasa (SOD), Peroxidasa (POD) (Yoshida *et al.*, 2003; Cosío y Dunand, 2009; Ghobadi *et al.*, 2013) y Superóxido Dismutasa (SOD) (Zaefyzadeh *et al.*, 2009). Igualmente, se ha observado una disminución en el daño oxidativo por la protección generada por osmolitos compatibles como azúcares y aminoácidos. En plantas de papa (Knipp y Honermeimer, 2006, Yanga *et al.*, 2013; Brunton *et al.*, 2007; Farhard *et al.*, 2011), tomate Claussen, 2005, Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), maíz (Pimentel, 1999), crisantemo (Sun *et al.*, 2013), frambuesa (Morales *et al.*, 2013) y soya (Da Silva *et al.*, 2008) el estrés por déficit hídrico fue atenuado por producción de prolina y azúcares reductores.

*Solanum tuberosum* L. es una especie sensible al déficit hídrico en todos los estados de crecimiento especialmente en las etapas de inducción de tuberización y llenado (Ierna y Mauricale, 2006), produciendo una reducción considerable en el rendimiento (Tourneux *et al.*, 2003, Ierna y Mauromicale, 2006, Bonilla, 2009, Lahlou *et al.*, 2003). En Colombia y en otros países de América del Sur, *S. tuberosum* L. es cultivada en zonas altas de topografía montañosa, utilizando casi siempre como única fuente de agua la precipitación, por lo que frecuentemente se ve sometida a condiciones de déficit hídrico. Un limitado número de estudios han reportado las respuestas de ajuste osmótico y producción de antioxidantes en variedades andinas de *S. tuberosum* L. sometidas a déficit hídrico: Entre estos se relacionan el incremento en el contenido de prolina (Martínez y Moreno, 1992), azúcares solubles, Peroxidasa, Superóxido Dismutasa y Catalasa (Farhad *et al.*, 2011). La comprensión y entendimiento de los mecanismos de respuesta de las variedades de *S. tuberosum* L. colombianas es fundamental debido a que aporta información que puede ser usada en zonificación, así como en programas de mejoramiento vegetal. El objetivo de este estudio fue determinar la respuesta de ajuste osmótico y defensa antioxidante de plantas de tres variedades de papa (*S. tuberosum* L.), sometidas a un periodo de déficit hídrico al inicio de la inducción de tuberización. Nosotros evaluamos potencial hídrico de la hoja, la pérdida de electrolitos, el contenido de malondialdehído, la actividad de las enzimas CAT y POD, el contenido de prolina, azúcares reductores, azúcares totales y proteína total en tres variedades de papa (*S. tuberosum* L.) durante fases de estrés hídrico y de recuperación.

### 3.3 Materiales y métodos

#### Material vegetal y condiciones de crecimiento

El estudio se realizó en el año 2013, en invernadero de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia a 2.600 msnm. Tubérculos semilla de 50 ( $\pm 10$ ) g de las variedades de papa (*S. tuberosum* L) Diacol Capiro (C), Pastusa Suprema (S) y Esmeralda (E) fueron sembradas en bolsas plásticas negras con 5 kg de suelo franco limoso (anexo 1). El manejo agronómico se realizó de acuerdo a las recomendaciones

comerciales (Ñustez 2013, com. pers.). Durante el experimento, se registraron diariamente las temperaturas mínimas y máximas y la humedad relativa con estación climática (µMetos®, referencia MCR200, Austria) instalada a 0.50 m del suelo.

Los tratamientos se dispusieron en el arreglo de parcelas divididas bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; en la parcela principal las variedades y en la subparcela el estado hídrico (déficit hídrico o irrigado). Las plantas irrigadas mantuvieron el  $\Psi_h$  foliar en valores cercanos a 0 MPa y un potencial matricial del suelo cercanos a 0 KPa durante todo el ciclo de vida. El tratamiento de déficit hídrico se impuso por suspensión de riego a los 74 días después de siembra (dds) durante el estado de inducción de tuberización, estado de desarrollo reportado por varios autores como el estado más susceptible a la sequía en plantas de papa, debido a que el estrés en este punto reduce el rendimiento (Liu et al., 2005; Texeira y Pereira, 2007; King et al., 2003). El estrés hídrico se aplicó en un período corto de tiempo, 4 a 6 días, hasta alcanzar en el suelo valores cercanos a -45 Kilopascales, que son considerados como causantes de estrés hídrico en papa (Kawakami et al., 2006; Wang et al., 2007; Aksic et al., 2014). El nivel de estrés también se determinó midiendo el potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ), se han reportado valores más negativos a -1.6 MPa, como el punto de marchitez permanente para plantas de papa (Vos y Haverkort 2007 y Jensen et al., 2010; Rolando et al., 2015). El tratamiento de déficit hídrico se realizó hasta alcanzar un  $\Psi_h$  cercano a -2.0 MPa (Fig 3-1), después de lo cual las plantas fueron rehidratadas.

### **Estado hídrico de la hoja**

El potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foliar se midió al medio día (12:00 m - 2:00 p.m) en la hoja 5 ó 6 completamente expandida (CE) en seis plantas por tratamiento. La medición se realizó con cámara de presión Scholander (PMS Model 615, CA).

### **Determinaciones en tejido foliar**

A los 0, 2, 4, 5 y 6 días después de haber suspendido el riego (ddt.) y después de 1 día de rehidratación, muestras de tejido foliar por tratamiento y repetición para 3 replicas biológicas y 3 técnicas para cada variedad fueron colectadas y procesadas o almacenadas a -20°C hasta ser maceradas en nitrógeno líquido y realizar las respectivas determinaciones.

### **Pérdida de electrolitos y Malondialdehído**

La pérdida de electrolitos, como indicador del daño en las membranas, se determinó mediante el método propuesto por Valentovic et al., (2006). Para ello, diez discos de hoja fueron lavados e incubados en viales con agua desionizada (2 mL) por 24 horas a 25°C. Después se midió la conductividad eléctrica de la solución (CE1) con un Conductímetro (HI 9835 HANA, USA). Luego los discos se calentaron a 95°C por 30 min y se midió la conductividad eléctrica (CE2) a 25°C, tomando este valor como la máxima pérdida de electrolitos (100%). La CE se calculó como  $CE (\%) = (CE1/CE2) \times 100$ , donde PE= % de pérdida de electrolitos, CE1= conductividad eléctrica a las 6 horas; CE2= conductividad eléctrica después de calentar a 95°C.

El contenido de malondialdehído (MDA) se determinó de acuerdo al procedimiento propuesto por Wang *et al.*, (2013). El tejido foliar previamente macerado en N líquido (500 mg) se homogenizó con ácido tricloroacético (TCA) al 10% p/v (2 mL) y se centrifugó a 5000 rpm a  $\pm 10^{\circ}\text{C}$  por 30 minutos. Posteriormente, al sobrenadante (1 mL) se adicionaron 4 mL de TBA al 0,5% p/v (preparado en TCA al 10% p/v). La mezcla se calentó a  $95^{\circ}\text{C}$  por 30 minutos, se enfrió en hielo y se centrifugó a 5000 rpm por 15 minutos. La absorbancia se leyó a 450 nm, 532 nm y 600 nm usando TCA al 10% p/v como blanco. El contenido de MDA se determinó con la fórmula  $\text{CMDA } (\mu\text{mol mL}^{-1}) = 6.45 \times (A_{532}-A_{600}) - 0.56 \times A_{450}$ , donde  $A_{450}$ ,  $A_{532}$  y  $A_{600}$  (Wang *et al.*, 2013). Se expresa como  $\mu\text{mol g}^{-1}$  de tejido foliar.

### **Actividad de las enzimas catalasa y peroxidasa**

El extracto enzimático se preparó usando el método propuesto por Moreno *et al.*, (2010). A 200 mg de tejido foliar previamente macerado en nitrógeno líquido, se agregó (0,022 g) Polivinilpolipirrolidona (22,0% p/p) conforme al peso del tejido foliar. Luego, se adicionó acetona fría al 80% v/v a  $-10^{\circ}\text{C}$  (1.5 mL) y se centrifugó a 8000 rpm por 30 minutos a  $4^{\circ}\text{C}$ . Se repitió este procedimiento hasta retirar completamente los pigmentos (Lichtenthaler, 1987). Al precipitado se le adicionó buffer fosfato de sodio 110 mM, pH 7,2 (3 mL) que contiene PVP-40 (3.82% p/v) y se agitó horizontalmente por 1 h en frío. Luego se centrifugó a 6000 rpm a  $4^{\circ}\text{C}$  por 1 h y el sobrenadante se utilizó para las determinaciones enzimáticas.

La determinación de la actividad enzimática específica de la catalasa (CAT) se hizo mediante el método modificado de permanganato/peróxido por volumetría descrito por Ulrich (1974) y ajustado por Moreno *et al.* (2010). El extracto enzimático (300  $\mu\text{L}$ ) se mezcló con buffer fosfato de sodio 50 mM pH 7,6 (1 mL). Para iniciar la reacción se adicionó  $\text{H}_2\text{O}_2$  3% v/v (600  $\mu\text{L}$ ). Después de 5 minutos se detuvo la reacción con ácido sulfúrico (1 mL). La mezcla de reacción se vertió en erlemeyer que contenía mezcla de agua (10 mL) y ácido sulfúrico (1 mL) previamente calentados a  $75^{\circ}\text{C}$ . Luego, la solución del erlemeyer se tituló con permanganato de potasio 10 mM.

La actividad enzimática específica de la peroxidasa (POD) se determinó mediante el método modificado guaiacol/peróxido por medio de mediciones en espectrofotómetro a una longitud de onda de 436 nm según lo descrito por Kireyko *et al.*, (2006). La mezcla de reacción se preparó  $\text{H}_2\text{O}_2$  3% v/v (1 mL), guaiacol 2.8% v/v (1 mL) y extracto enzimático (1 mL). La actividad POD se calculó de acuerdo al cambio de absorbancia a 436 nm causado por la oxidación del guaiacol en 1 minuto.

### **Determinación de prolina y proteína total**

El contenido de prolina se determinó por el protocolo de Bates *et al.*, (1973) con algunas modificaciones propuestas por Moreno *et al.*, (2010). El tejido foliar previamente macerado en nitrógeno (400 mg) se homogenizó con ácido sulfosalicílico 3% v/v (5 mL) y se centrifugó a 6000 rpm a  $10^{\circ}\text{C}$  por 30 min. El sobrenadante (1 mL) se mezcló con ninhidrina 0.1 M (1 mL) y ácido acético glacial (1 mL), se agitó por 20 seg y se incubó por 1 hora a  $97^{\circ}\text{C}$ ; la reacción se detuvo colocando los tubos en cama de hielo. La mezcla fue mezclada vigorosamente con 3 mL de tolueno. Se retiró el sobrenadante y se

hicieron lecturas de absorbancia a 520 nm. La concentración de prolina se determinó mediante curva estándar. El contenido de prolina se expresa en  $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$  tejido foliar. El contenido total de proteína se determinó por el método de Bradford (1976) con modificaciones propuestas por Moreno *et al.*, (2010). El tejido foliar previamente macerado en N líquido (200 mg) se homogenizó con buffer fosfato de potasio 100 mM, pH 7.5 (5 mL). El homogenizado, se incubó por 1 h sobre hielo con agitación y se centrifugó a 6000 rpm a 4°C por 30 min. Al sobrenadante (200  $\mu\text{L}$ ) se le adicionó reactivo de Bradford (800  $\mu\text{L}$ ), se agito y se dejó en reposo por 15 min. Se midió la absorbancia a 590nm y 450 nm. El contenido total de proteína se determinó usando curva patrón de albúmina sérica bovina (Bio-Rad, protein assay standard II). Se expresa como mg de proteína extraída por g de material foliar.

### **Determinación de azúcares totales y azúcares reductores**

El contenido total de azúcares se determinó aplicando el protocolo de Dubois *et al.*, (1956) con modificaciones propuestas por Moreno *et al.*, (2010). El tejido foliar previamente macerado en nitrógeno líquido (250 mg) se homogenizó en agua destilada (5 mL), se agitó a 21°C por 60 min y se centrifugó a 6000 rpm a  $12 \pm 2^\circ\text{C}$  por 30 min. El extracto (30  $\mu\text{L}$ ) se mezcló con agua destilada (180  $\mu\text{L}$ ), fenol al 80% v/v (200  $\mu\text{L}$ ) y ácido sulfúrico (1 mL) y se agitó con vortéx por 1 min. La reacción se detuvo en baño de agua a 4°C por 10 min. La absorbancia se leyó a 490 nm. El contenido total de azúcares se determinó utilizando curva estándar de calibración con patrón D-glucosa. Se expresa en  $\mu\text{g}$  de azúcar total por  $\text{mg}^{-1}$  tejido foliar.

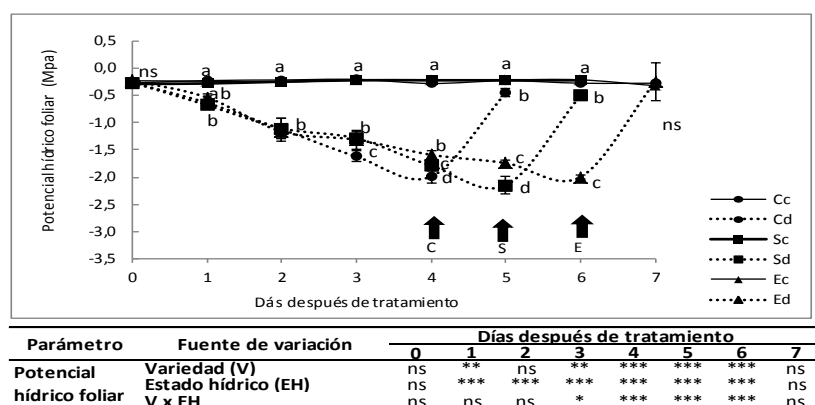
El contenido de azúcares reductores se determinó con el método de Somogy (1952) y Nelson (1944) con modificaciones propuestas por Moreno *et al.*, (2010). El tejido foliar previamente macerado en nitrógeno líquido (250 mg) se homogenizó con buffer acetato de sodio 50mM pH 5 (4 mL) y se centrifugó a 6000 rpm a  $12 \pm 2^\circ\text{C}$  por 30 min. El sobrenadante (30  $\mu\text{L}$ ) se mezcló con Buffer acetato de sodio 50 mM, pH 5, (240  $\mu\text{L}$ ), reactivo de Solución de Somogyi I (250  $\mu\text{L}$ ) y Solución de Somogyi II (50  $\mu\text{L}$ ) y se calentó a 90°C por 1 hora. La mezcla de reacción se llevó a temperatura ambiente, se le adicionó reactivo de Nelson (500  $\mu\text{L}$ ) y se agito. Luego se agregó agua destilada (500  $\mu\text{L}$ ) y se agitó con vortéx por 30 seg para retirar el  $\text{CO}_2$  restante y se centrifugó a 14000 rpm a  $12 \pm 2^\circ\text{C}$  por 30 min. La absorbancia se leyó a 660 nm y el contenido de azúcares reductores se determinó utilizando curva de calibración con D-glucosa. Se expresa en  $\mu\text{g}$  de azúcar reductor por  $\text{mg}^{-1}$  tejido foliar.

### **Análisis estadístico**

Los resultados se sometieron a análisis de varianza (ANOVA), las medias fueron analizadas con la prueba de rango múltiple de Tukey ( $p < 0.05$ ) y se realizó correlación de Pearson usando el programa R (R development core team, 2010), adicionalmente se realizaron regresiones lineales entre parámetros bioquímicos. El índice de tolerancia a déficit hídrico DTI para los parámetros bioquímicos se calculó a partir de la fórmula propuesta por Cabello *et al* (2013):  $\text{DTI} = Y_{pi} \times Y_{si}/Y_p^2$ ; donde  $Y_{pi}$  es el valor registrado para un parámetro bioquímico en una variedad bajo irrigación,  $Y_{si}$  es el valor registrado para un parámetro bioquímico de una variedad bajo déficit hídrico y  $Y_p$  es el valor promedio del parámetro bioquímico de las variedades bajo irrigación.

### 3.4 Resultados

Las tres variedades de *S. tuberosum* L. sometidas a déficit de riego presentaron una disminución del  $\Psi_h$  foliar a partir del primer día de déficit hídrico. Un  $\Psi_h$  foliar cercano a -2.0 MPa se alcanzó a los 4 días para D. Capiro (-1.99 Mpa), a los 5 días para P. Suprema (-2.15 Mpa) y a los 6 días para Esmeralda (-2.00 Mpa). Un día después de la rehidratación, el  $\Psi_h$  foliar aumentó para todas las variedades, siendo de -0.46MPa para Capiro, -0.51 MPa para Suprema y -0.26 MPa para Esmeralda. Las plantas bien regadas de todas las variedades presentaron valores de  $\Psi_h$  entre entre -0.28 Mpa y -0.23 MPa sin diferencias significativas (Fig.3-1).



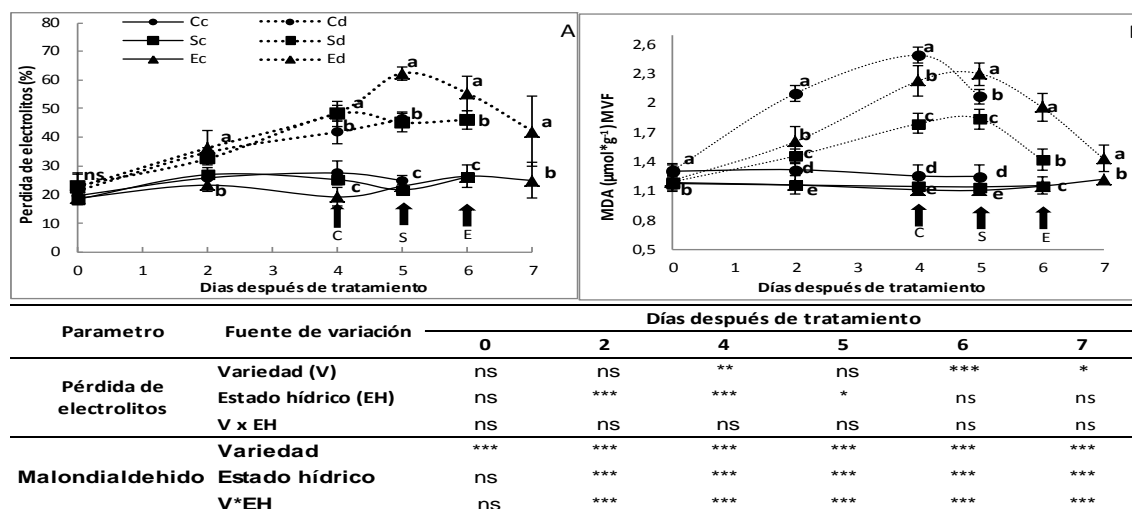
**Figura 3-1.** Potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) foliar de plantas de papa D. Capiro (C), P. Suprema (S) y Esmeralda (E) sometidas a déficit hídrico y rehidratación. c: bien regadas, d sometidas a déficit hídrico. Las letras a, b, c y d muestran diferencias por prueba de Tukey entre las tres variedades a un día de tratamiento. Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). Los valores son medias  $\pm$ DS (n=6). \* y \*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

#### Pérdida de electrolitos y Malondialdehído

Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron pérdida de electrolitos (PE) en el rango entre 18.54 y 27.51% sin diferencias significativas. Mientras, en condiciones de déficit de riego la PE se incrementó desde el día 2 ddt (Fig. 3-2A) para las tres variedades, siendo P. Suprema y Esmeralda las que presentaron los máximos valores de PE (48.77 y 62.36%) un día antes de presentar los menores  $\Psi_h$  foliares (Fig. 3-1); posteriormente la PE disminuyó gradualmente hasta el primer día de rehidratación. Bajo déficit de riego, el incremento más alto de PE lo presentó la variedad Esmeralda con el 169% con respecto al día cero de déficit.

Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron contenido de MDA en el rango entre 1.10 y 1.18  $\mu\text{mol g}^{-1}$  material vegetal foliar (MVf), siendo ligeramente más alto para D. Capiro. En déficit de riego, desde el primer día, el contenido de MDA se incrementó significativamente ( $P < 0.001$ ) para las tres variedades (Fig. 3-2B); siendo, D. Capiro y Esmeralda las variedades que presentaron los máximos valores de MDA (2.49 y 1.96  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MVf) al día con menor  $\Psi_h$  foliar. Un día después de rehidratación, se redujo el contenido de MDA en 32,98% D. Capiro, 37,8% para P. Suprema y 53,0% para Esmeralda. El mayor incremento en el contenido de MDA, fue para D. Capiro con 190%

con respecto al día cero de tratamiento. Bajo irrigación, la variedad D. Capiro presentó contenido de MDA significativamente más alto (entre 1.25 y 1.30  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MVF) que P. Suprema y Esmeralda (entre 1.10 y 1.18  $\mu\text{mol g}^{-1}$  MVF) (Fig. 3-2B).



**Figura 3-2.** Pérdida de electrolitos (A) y Contenido de Malondialdehído (B) en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sometidas a estrés por déficit de riego y rehidratación. c: bien regadas, d: déficit de riego. Letras a, b, c, d y e muestran comparación por prueba de Tukey entre tres variedades para cada día de tratamiento. Cada valor indica la media de 27 réplicas  $\pm$  DS. \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

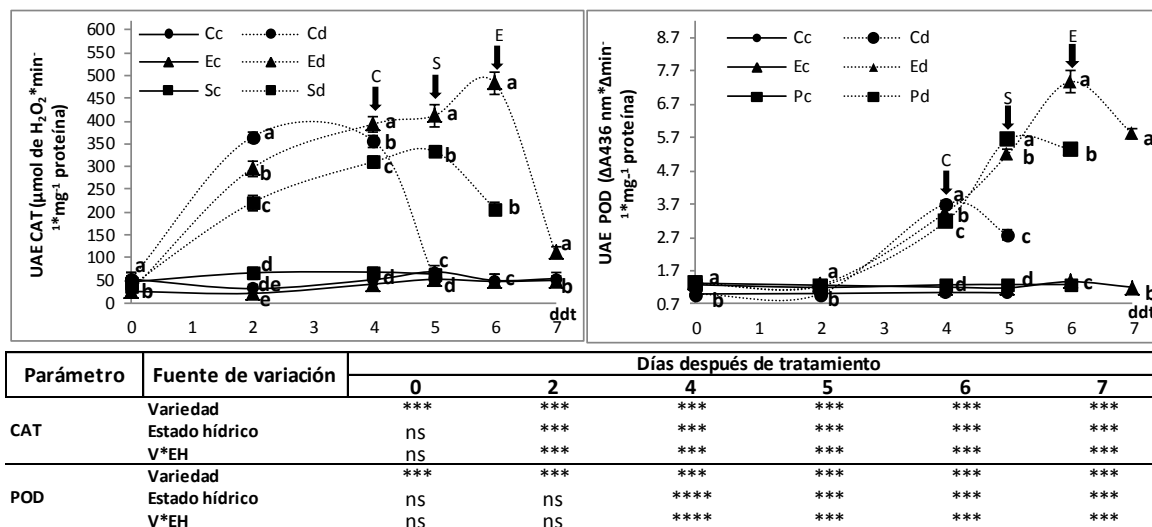
### Enzimas antioxidantes Catalasa y Peroxidasa

Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron actividad CAT específica (UAE CAT) en el rango entre 21.41 y 69.01  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína; siendo moderadamente más alta para P. Suprema. La actividad CAT se incrementó gradualmente para las tres variedades en déficit de riego desde el día 1 hasta el día de menor  $\Psi_h$  foliar; siendo más alta en Esmeralda (Fig. 3-3A); incrementándose desde el día de inicio de tratamiento hasta el máximo déficit: 6.8 veces (de 52.33 a 356.1  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína) para D. Capiro, un 57.96 veces (de 37.24 a 333.8  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína) para P. Suprema y 17.16 veces (de 26.62 a 483.55  $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína) para Esmeralda. Después de un día de rehidratación, D. Capiro y Esmeralda alcanzaron las actividades CAT cercanos al de las plantas bien regadas, mientras la variedad P. Suprema presentó valores significativamente más altos de UAE CAT al primer día de recuperación.

Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron actividad específica POD (UAE POD) en el rango entre 0.99 y 1.36  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína, con diferencias significativas entre variedades y siendo moderadamente más alta en Esmeralda y P. Suprema. La UAE POD se incrementó gradualmente para las 3 variedades en déficit de riego desde el día 2 ddt hasta el día de menor  $\Psi_h$  foliar, siendo más alta la actividad POD para Esmeralda (Fig. 3-3B). La actividad POD se incrementó en D. Capiro 2.7 veces (de 1.0 a 3.7  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína), en P. Suprema un 4.63 veces (de 1.23 a 5.64  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína) y en Esmeralda un 6.37 veces (de 1.24 a 7.38  $\Delta\text{A436 nm} \cdot \Delta\text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  proteína).



nm $\Delta$ min $^{-1}$ \*mg $^{-1}$  proteína). Después de un día de rehidratación, las variedades presentaron una disminución en la UAE POD de 2.7 veces en D. Capiro, 4.63 veces en P. Suprema y de 6.37 veces en Esmeralda pero ninguna variedad alcanzó los valores de las plantas irrigadas.



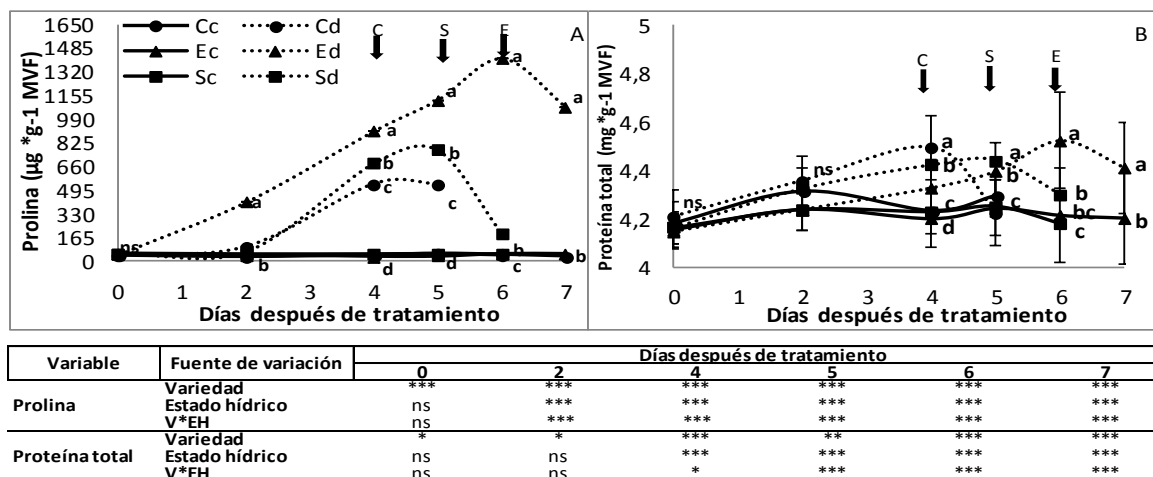
**Figura 3-3.** Actividad de enzimas antioxidantes en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sometidas a déficit hídrico y rehidratación. A. Actividad Catalasa. B. Actividad Peroxidasa. c: bien regadas, d: déficit de riego. Letras a, b, c, d y e muestran comparación por prueba de Tukey entre tres variedades para cada día de tratamiento. Cada valor indica la media de 27 réplicas  $\pm$  DS. \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

### Contenido de prolina y proteína total

Los compuestos relacionados con ajuste osmótico como prolina y proteína total se incrementaron significativamente ( $P < 0.001$ ) en las tres variedades bajo déficit hídrico (Fig. 3-4). Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron contenido de prolina en el rango entre 31.28 a 53.08  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  MVF, sin diferencias significativas entre variedades. El contenido de prolina, se incrementó gradualmente para las 3 variedades en déficit de riego; para Esmeralda desde el día cero de suspensión del riego y para D. Capiro y P. Suprema desde el día 2 ddt. El contenido de prolina presentó los máximos valores para cada variedad el día en que presentó el menor  $\Psi_h$  foliar (Fig. 3-1) con 537  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  MVF para D. Capiro, 775  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  MVF para P. Suprema y 1411  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  MVF para Esmeralda. La prolina aumentó 30.82 veces para Esmeralda, 14.32 veces para P. Suprema y 11.71 veces para D. Capiro con respecto al día de inicio de tratamiento. Después de un día de rehidratación, las variedades D. Capiro y Esmeralda no presentaron una disminución significativa en el contenido de prolina; mientras en P. Suprema se redujo 10.96 veces (Fig. 3-4A).

Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron contenido de total de proteína en el rango entre 4.15 y 4.29  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  MVF, sin diferencias significativas entre variedades. El contenido total de proteína se incrementó para las tres variedades desde el primer día de suspensión del riego y los máximos valores se registraron el día de menor  $\Psi_h$  foliar

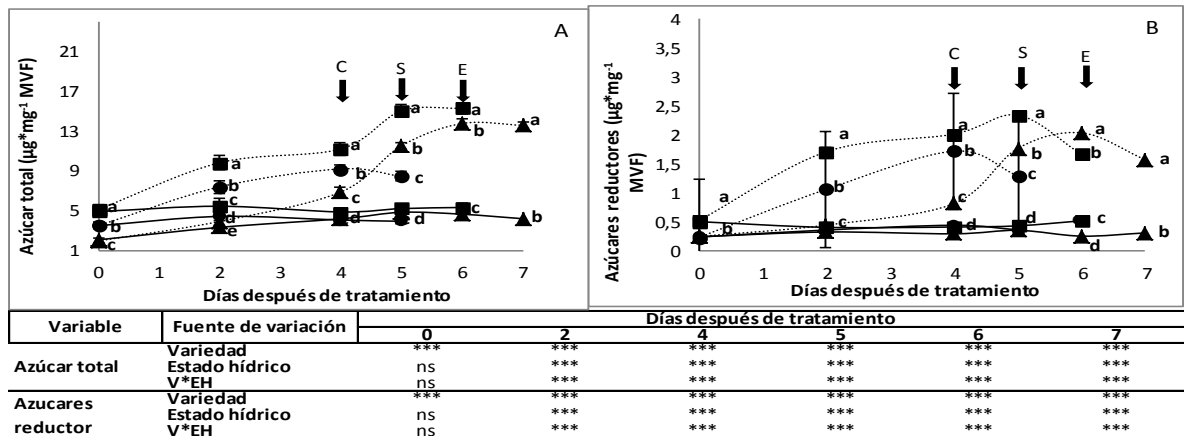
(Fig. 3-1) con  $4.49 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  MVF para D. Capiro,  $4.41 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  MVF para P. Suprema y  $4.41$  para Esmeralda (Fig. 3-4B). En las plantas bajo déficit hídrico, el contenido total de proteína aumentó en Esmeralda un 109%, en P. Suprema un 100% y en D. Capiro un 106% con respecto al día de inicio de tratamiento. Después de un día de rehidratación, el contenido de proteína total se redujo en 98% para D. Capiro, 104% para P. Suprema y 104% para Esmeralda (Fig. 3-4B).



**Figura 3-4.** A. Contenido de prolina y B. Proteína total en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sujetas a estrés por déficit hídrico y rehidratación. c es bien hidratadas, d es tratamiento de déficit hídrico. Letras a, b, c, d y e muestran comparación por prueba de Tukey entre tres variedades para cada día de tratamiento. Cada valor indica la media de 27 réplicas  $\pm$  DS. \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

### Azúcares totales y azúcares reductores

Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron contenido total de azúcares en el rango entre  $2.04$  y  $5.43 \text{ µg} \cdot \text{mg}^{-1}$  MVF, con diferencias significativas entre variedades y siendo mayor para P. Suprema. El contenido total de azúcar incrementaron significativamente ( $P < 0.001$ ) desde el día 2 de suspensión de riego en las 3 variedades (Fig. 3-5A) hasta el día de menor  $\Psi_h$  foliar (Fig. 3-1); con aumento del 2.65 veces para D. Capiro, 2.99 veces para Esmeralda con respecto al día de inicio de tratamiento; mientras P. Suprema presentó el contenido total de azúcares más alto el día uno de recuperación con un aumento de 6 veces con respecto al día de inicio de tratamientos. Después de un día de rehidratación, D. Capiro redujo el contenido de azúcares totales en 1.15 veces (Fig. 3-5A).



**Figura 3-5.** A. Azúcar total y B. Azúcares reductores en las variedades D. Capiro, Esmeralda y P. Suprema sujetas a estrés por déficit hídrico y rehidratación. c es bien hidratadas, d es tratamiento de déficit hídrico. Letras a, b, c, d y e muestran comparación por prueba de Tukey entre tres variedades para cada día de tratamiento. Cada valor indica la media de 27 réplicas  $\pm$  DS. \*, \*\* y \*\*\* indican diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ,  $P \leq 0.01$  y  $P \leq 0.001$  respectivamente), ns indica diferencias no significativas ( $P > 0.05$ ).

Las plantas irrigadas de las tres variedades presentaron contenido de azúcares reductores en el rango entre 0.22 y 0.50  $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$  MVF, sin diferencias significativas entre variedades. Los azúcares reductores en las 3 variedades aumentaron desde el día de inicio de la suspensión del riego (Fig. 3-5B). Los azúcares reductores aumentaron hasta el día menor  $\Psi_h$  foliar en 8,14 veces para D. Capiro (de 0.21 a 1.71  $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$  MVF), en 4,66 veces para P. Suprema (de 0.50 a 2.33  $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$  MVF) y 7,52 veces para Esmeralda (de 0.23 a 2.02  $\mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$  MVF) con respecto al día de inicio de los tratamientos, siendo mayores los valores en P. Suprema (Fig. 3-5B). Después de 1 día de rehidratación, las tres variedades disminuyeron el contenido de azúcares reductores en 3.65 veces para D. Capiro, 3.26 veces para P. Suprema y 5,23 veces para Esmeralda.

### Relación entre parámetros bioquímicos e índices de tolerancia

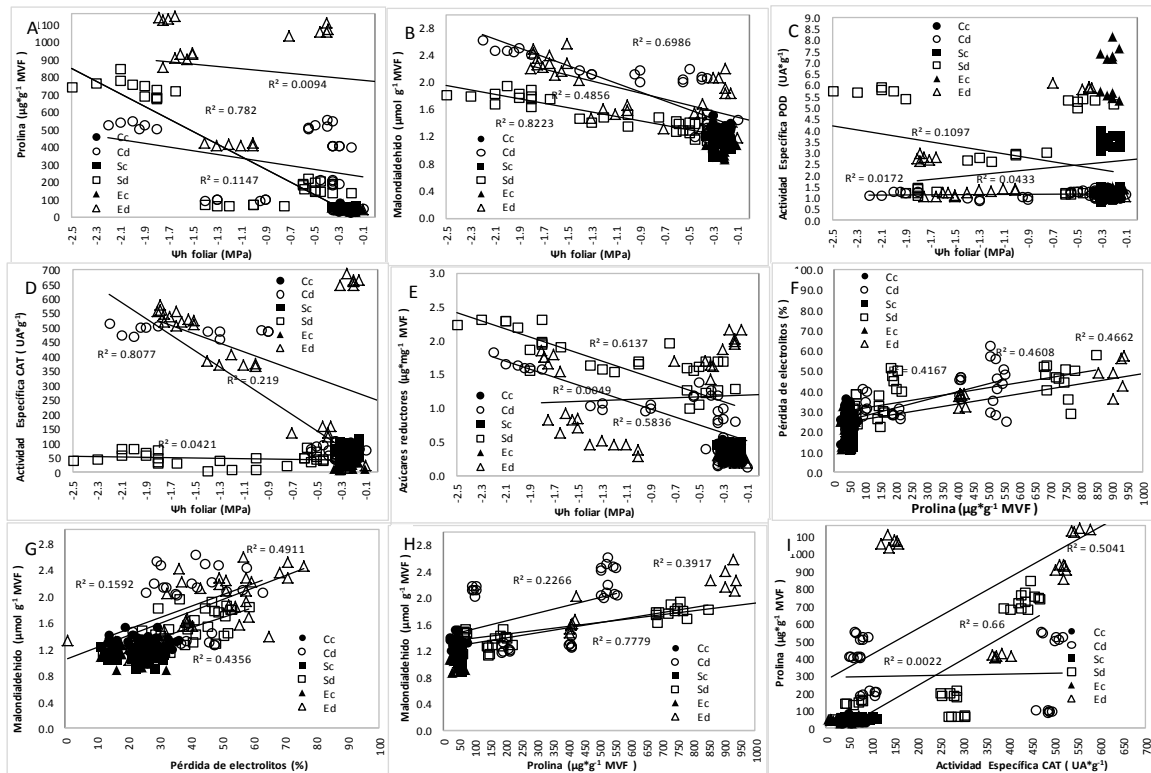
Aunque, en general se encontraron relaciones lineales entre los parámetros bioquímicos para las tres variedades, a continuación se presentan relaciones para las variedades con  $r^2$  más altos (Fig. 3-6): - relación lineal negativa entre el potencial hídrico foliar con los parámetros de prolina ( $r^2=0.78$ ) para P. Suprema (Fig. 3-6A), malondialdehído ( $r^2=0.82$ ) para P. Suprema (Fig. 3-6B), actividad peroxidasa ( $r^2=0.40$ ) para P. Suprema y D. Capiro (Fig. 3-6C), actividad catalasa ( $r^2=0.80$ ) para D. Capiro (Fig. 3-6D), azúcares reductores ( $r^2=0.61$ ) para P. Suprema (Fig. 3-6E); y - relación lineal positiva entre: prolina con pérdida de electrolitos ( $r^2=0.46$ ) para P. Suprema (Fig. 3-6F), entre pérdida de electrolitos con malondialdehído ( $r^2=0.49$ ) para Esmeralda (Fig. 3-6G), entre prolina con MDA ( $r^2=0.77$ ) (Fig. 3-6H) y entre actividad catalasa con prolina ( $r^2=0.66$ ) para P. Suprema (Fig. 3-6I). A valores altos de  $\Psi_h$  foliar se presentaron valores bajos de prolina, malondialdehído, actividad peroxidasa, actividad catalasa y azúcares reductores; mientras, que a mayor contenido de prolina se registró mayor pérdida de electrolitos; así mismo, a mayor pérdida de electrolitos se indujo mayor contenido de malondialdehído, a mayor contenido de prolina se

promovió mayor contenido de MDA y a mayor actividad catalasa se promovió el incremento en el contenido de prolina de acuerdo a variedad.

Así mismo, se encontró correlación significativa ( $p \leq 0.001$ ) entre los parámetros: - Potencial hídrico con prolina (0.72), MDA (0.85), actividad CAT (0.82), azúcares reductores (0.66); - prolina con MDA (0.71), proteína total (0.59), actividad CAT (0.76), azúcares totales (0.67), azúcares reductores (0.75) y pérdida de electrolitos (0.75); - MDA con actividad CAT (0.83), azúcares reductores (0.66), pérdida de electrolitos (0.67); - proteína total con actividad CAT (0.55), azúcares reductores (0.54); - actividad CAT con azúcares totales (0.58), azúcares reductores (0.74), y Pérdida de electrolitos (0.69); - azúcares totales con azúcares reductores (0.90) y pérdida de electrolitos (0.64); - azúcares reductores con pérdida de electrolitos (0.70) (Tabla 3-1).

**Tabla 3-1.** Resultados correlación de Pearson entre parámetros bioquímicos.

[illegible]



**Figura 3-6.** Regresiones lineales entre el potencial hídrico ( $\Psi_h$ ) con prolina (A), Malondialdehído (B), actividad específica peroxidasa (C), actividad específica catalasa (D), azúcares reductores (E), prolina con pérdida de electrolitos (F), pérdida de electrolitos con malondialdehído (G), prolina con MDA (H) y actividad catalasa con prolina (I) usando análisis de regresión lineal.  $r^2$  es el coeficiente de determinación.

Los resultados obtenidos en los índices de tolerancia de los parámetros bioquímicos (Tabla 3-2), muestran que la variedad Esmeralda presentó los más altos índices de tolerancia al déficit hídrico en los parámetros bioquímicos PE, UAE CAT, UAE POD, prolina, proteína total; con respecto a D. Capiro ( $\Psi_h$  foliar, MDA) y P. Suprema (azúcares reductores y totales).

**Tabla 3-2.** Índices de tolerancia a déficit hídrico para parámetros bioquímicos para cada variedad de *S. tuberosum* L. calculado partir de la formula propuesta por Cabello *et al* (2013), en color gris se resaltan los índices más altos.

Parámetro	Variedad	Índice de tolerancia a déficit hídrico	Parámetro	Variedad	Índice de tolerancia a déficit hídrico	Parámetro	Variedad	Índice de tolerancia a déficit hídrico
Potencial hídrico ( $\Psi_h$ )	D. Capiro	9.62	UAE CAT	D. Capiro	5.88	Proteína total	D. Capiro	1.07
	P. Suprema	8.40		P. Suprema	7.28		P. Suprema	1.06
	Esmeralda	5.99		Esmeralda	7.38		Esmeralda	1.07
Pérdida electrolitos	D. Capiro	3.85	UAE POD	D. Capiro	2.82	Azúcares reductores	D. Capiro	4.04
	P. Suprema	3.00		P. Suprema	5.27		P. Suprema	5.39
	Esmeralda	5.71		Esmeralda	7.37		Esmeralda	2.70
MDA	D. Capiro	2.27	Prolina	D. Capiro	12.81	Azúcar total	D. Capiro	1.67
	P. Suprema	1.53		P. Suprema	22.58		P. Suprema	3.51
	Esmeralda	1.64		Esmeralda	41.84		Esmeralda	2.86

## 3.5 Discusion

Los resultados de este estudio conducen a afirmar que las variedades de *S. tuberosum* L. respondieron diferencialmente al período de déficit hídrico lo cual fue evidenciado a partir de los cambios en el potencial hídrico foliar (Fig. 3-1), la integridad de la membrana medida por la pérdida de electrolitos (Fig. 3-2), el sistema antioxidante enzimático (Fig. 3-3) y el ajuste osmótico (Fig. 3-4 y 3-5). El  $\Psi_h$  foliar (Fig. 3-1) se redujo gradualmente en las tres variedades a medida que se redujo el potencial mátrico del suelo; de forma que la magnitud de la reducción del  $\Psi_h$  foliar por día de déficit hídrico fue diferencial entre variedades: 0.43 MPa para D. Capiro, 0.37 para P. Suprema y 0.31 MPa para Esmeralda. La reducción en el  $\Psi_h$  foliar en las variedades de este estudio, se relaciona con la acumulación de prolina (Fig. 3-4A), proteína total (Fig. 3-4B), azúcares totales (Fig. 3-5A) y azúcares reductores (Fig. 3-5B); compuestos que permitieron a las plantas de las tres variedades de *S. tuberosum* L. mantener el contenido de agua en los tejidos y con ello evitar la deshidratación bajo la suspensión del riego (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Anjum *et al.*, 2012). Así mismo, el incremento en prolina (Fig. 3-4A) y azúcares reductores (Fig. 3-5B) de acuerdo a la duración e intensidad del déficit hídrico pudieron contribuir para que las variedades de papa toleraran el déficit hídrico. Se propone que los osmolitos también actúan reemplazando las moléculas de agua que rodean la estructura de los ácidos nucleicos, las proteínas y los compuestos de membrana y de esta forma previenen el daño que ciertos iones acumulados en el citosol pueden causar al desestabilizar dichas estructuras (Madhava *et al.*, 2006).

La variedad Esmeralda acumuló más rápidamente prolina desde el primer día de déficit y en mayor magnitud por día de estrés; así mismo, presentó los contenidos más altos de prolina y proteína total cuando las plantas alcanzaron el menor  $\Psi_h$  foliar (Fig. 3-1). El ajuste osmótico por acumulación de prolina y azúcares reductores es un mecanismo de tolerancia reportado en plantas sometidas a déficit hídrico (Cvikrová *et al.*, 2013; Alizadeh *et al.*, 2011), que les permite mantener el contenido de agua a nivel celular para atenuar la reducción en el  $\Psi_h$  foliar, el cual ha sido reportado en plantas de papa (Knipp y Honermeier, 2006, Farhard *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2013), tomate (Claussen, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010) y soya (Da Silva *et al.*, 2008) tolerantes a déficit hídrico. El incremento en prolina encontrado en las variedades de papa de este estudio es coherente con los resultados reportados por Hmida-Sayari *et al.*, (2005) en la variedad

de papa Nicola sometida a estrés salino, la cual presentó concentraciones superiores a  $200 \mu\text{g g}^{-1}$ . Así mismo, en plantas de papa sometidas a déficit hídrico (a 40% de irrigación) similarmente se reportan incrementos en el contenido de prolina ( $4.9 \mu\text{mol.g}^{-1}$  peso fresco) y azúcares totales ( $55.9 \text{ mg.g}^{-1}$  peso fresco). Es ampliamente documentado que la prolina es un aminoácido no proteico que se forma en tejidos de plantas sometidas a estrés por déficit hídrico; este aminoácido desempeña un papel fundamental en la adaptación y sobrevivencia de las plantas a estrés mediante el mecanismo de ajuste osmótico. Se propone que la prolina es un soluto que protege las macromoléculas de la denaturación (Hmida-Sayari *et al.*, 2005; Cvikrová *et al.*, 2013; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Alizadeh *et al.*, 2011). Resultados similares son reportados por Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010, a partir de la acumulación de prolina en plantas de tomate de las variedades Josefina y Katalina sometidas a déficit hídrico con aumento en 45 y 36% respectivamente; los autores afirman que la prolina es un aminoácido que actúa como mediador de ajuste osmótico, además como estabilizador de estructuras celulares, eliminando radicales libres.

De forma complementaria, las regresiones derivadas de los resultados de este estudio muestran relaciones lineales positivas entre el  $\Psi_h$  foliar y el contenido de prolina (Fig. 3-6A) y entre el  $\Psi_h$  foliar y el contenido de azúcares reductores (Fig. 3-6B); estos resultados permiten asociar la reducción en el  $\Psi_h$  foliar con la acumulación de prolina y de azúcares reductores evidenciado. Aunque, las tres variedades presentaron respuestas de tolerancia por incremento en el contenido de prolina, la variedad Esmeralda tiene capacidad para mantener más rápido y eficientemente la turgencia mediante el ajuste osmótico por acumulación temprana de prolina desde el primer día de déficit hídrico, lo cual le permitió mitigar rápidamente la pérdida de agua, por ello esta variedad toleró por más tiempo la suspensión del riego (6 días) para alcanzar  $\Psi_h$  foliares tan negativos como  $-2.0 \text{ MPa}$ . En contraste, para la variedad D. Capiro, este mecanismo de ajuste osmótico fue menos eficiente y tardó; por ello las plantas perdieron agua más rápidamente y redujeron el  $\Psi_h$  foliar en menos días (4 días); por ello se sugiere capacidad diferencial de ajuste osmótico entre las variedades. Otros estudios coinciden en explicar que la reducción en el  $\Psi_h$  foliar mediante diferentes componentes del mecanismo de ajuste osmótico es estrategia para evitar la pérdida de agua y esto se ha reportado en plantas de jatrofa (Madeiros *et al.*, 2012) y *Erythrina* (Silva *et al.*, 2010) sometidas a déficit hídrico. Un segundo componente del mecanismo de ajuste osmótico que permiten proponer nuestros resultados para las variedades colombianas de este estudio, es el relacionado con la acumulación de azúcares reductores progresivamente, a medida que se redujo el  $\Psi_h$  foliar, el cual fue alto para las variedades P. Suprema y Esmeralda (Fig. 3-5B). La variedad Esmeralda acumuló osmolitos compatibles que le permitieron hacer ajuste osmótico y con ello absorber agua a  $\Psi_h$  foliares más negativos comparada con las otras dos variedades, como estrategia para soportar el déficit hídrico y atenuar la pérdida de agua por un periodo más largo de déficit de 6 días.

En adición, en los índices de tolerancia de parámetros bioquímicos (tabla 3-2), Esmeralda fue la variedad que más altos índices presentó en mayor número de parámetros con respecto a D. Capiro y P. Suprema; esto permite sugerir la mayor capacidad de respuesta de ajuste osmótico y defensa antioxidante enzimática frente al déficit hídrico que se relaciona con respuestas como la reducción del potencial foliar hasta  $-2.0 \text{ MPa}$  en un periodo más largo de tiempo debido a su respuesta temprana de síntesis de prolina, mayor UAE CAT y POD; respuestas que varios autores han asociado

como respuestas de tolerancia a sequía (Claussen, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Deeba *et al.*, 2012; Anjum *et al.*, 2012).

De forma complementaria, el incremento en el contenido total de proteína registrado en las variedades colombianas de papa es una respuesta acorde con aquella reportada en plantas como banano (Surendar *et al.*, 2013) y frijol (Zadrazilnik *et al.*, 2013), asociado con síntesis de proteínas involucradas en varias rutas celulares que son afectadas durante déficit hídrico. Por otro lado, en plantas como soya sometidas a déficit hídrico también se ha registrado reducción en el contenido total de proteínas y aumento en el contenido de aminoácidos libres, el cual es explicado por la degradación de proteínas, cuando el mecanismo de ajuste osmótico es ineficiente y no se presenta incremento en el contenido de prolina (Da Silva *et al.*, 2008). En las variedades de papa, el incremento en el contenido total de proteína se explica teniendo en cuenta la diversidad de funciones biológicas que las proteínas cumplen. Gran mayoría de proteínas se relacionan con el metabolismo energético, interconversión de ATP, síntesis de proteínas, proteólisis y proteínas relacionadas con estrés (Shinosaki y Yamaguchi-Shinosaki, 1997; Hong-bo *et al.*, 2006). En el análisis proteómico adelantado por Zadrazilnik y colaboradores (2013) en plantas de frijol sometidas a déficit hídrico, se argumenta que son diferentes los tipos de proteínas que están involucradas en la respuesta a estrés por déficit hídrico, por consiguiente las clasificaron en siete grupos de acuerdo a su función: la mayoría asociadas con procesos del metabolismo vegetal y fotosíntesis, la tercera parte involucradas en reacciones de transferencia de ATP, otras relacionadas con síntesis de proteínas, proteólisis y proteínas de defensa y otro grupo de proteínas que participan en respuestas a estrés. Evidencias del cambio en las síntesis de proteínas relacionadas con estrés fueron confirmadas por el incremento en contenido total de proteína registrado en las variedades de papa, del 109% (Esmeralda), 100% (P. Suprema) y 106% (D. Capiro) con respecto al día de inicio del déficit hídrico (Fig. 3-4B).

Así mismo, en plantas sometidas a sequía, se ha reportado que el incremento en el contenido de MDA puede utilizarse como parámetro indicador para medir la peroxidación lipídica que puede también asociarse con la actividad antioxidante de las plantas como mecanismo de tolerancia para mitigar el daño a membranas (Cvikrová *et al.*, 2013; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Deeba *et al.*, 2012; Boaretto *et al.*, 2014). El incremento en la permeabilidad y peroxidación de las membranas en las variedades de papa se registró a partir de la pérdida de electrolitos y el contenido de malondialdehído respectivamente; estos parámetros aumentaron significativamente desde el primer día de déficit hídrico hasta el día de menor potencial hídrico foliar (Fig. 3-2), siendo ligeramente mayor para Esmeralda, la variedad que toleró más días el periodo de suspensión de riego (Fig. 3-2A). Los resultados de pérdida de electrolitos para las tres variedades de papa evaluadas, son acordes con los resultados reportados por Valentovic y colaboradores (2006) para plantas de maíz sometidas a déficit hídrico (-1.4 MPa) con valores superiores al 60% y cercanos al 10% para las plantas irrigadas. Se argumenta que la intensidad del daño en la membrana inducido por el estrés por sequía se evalúa por la pérdida de electrolitos; por ello; se registran mediante la conductividad eléctrica los iones liberados al espacio intercelular (Yordanov, 2003; Masoumi *et al.*, 2010). En plantas de girasol también se reporta incremento en la pérdida de electrolitos superior al 50% en plantas sometidas a estrés por déficit hídrico (Ghobadi *et al.*, 2013). Otros autores también han documentado que cuando las plantas son sometidas a sequía, las membranas vegetales cambian la permeabilidad y pierden su integridad (Blokhina *et al.*, 2003; Yordanov *et al.*, 2003; Masoumi *et al.*, 2010); debido a que la membrana celular es



una de las estructuras blanco del estrés por sequía en plantas. Es frecuentemente aceptado que el mantenimiento de la integridad y estabilidad de la membranas bajo déficit hídrico es uno de los componentes indicadores de la tolerancia a sequía en plantas (Masoumi *et al.*, 2010). La capacidad celular para controlar el transporte de iones a través de la membrana es utilizada como parámetro indicador de la tolerancia a estrés (Yordanov, 2003). Los resultados de incremento del contenido de MDA mayor para las variedades D. Capiro y Esmeralda son coherentes con el incremento reportado por Valentovic *et al* (2006) en plantas de maíz sometidas a déficit hídrico (-1.4 MPa) con valores superiores a los 6 nanomoles  $\text{g}^{-1}$  de peso fresco. Estos autores sugieren que la presencia de MDA, como metabolito secundario producto de la oxidación ácidos grasos poliinsaturados, indica la peroxidación lipídica en genotipos sensibles a déficit hídrico (Valentovic *et al.*, 2006). En adición, en seis variedades de tomate sometidas a déficit hídrico moderado (50% de capacidad de campo) se encontró incremento en el contenido de MDA a valores superiores a los 25 nanomoles  $\text{g}^{-1}$ ; con respecto a los controles (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010) los autores sugieren que las plantas estuvieron sometidas a estrés oxidativo y hubo daño en lípidos de membrana por oxidación causada por los ROS producidos, especialmente  $\text{H}_2\text{O}_2$ . Así mismo, en dos variedades de mango después de déficit hídrico, se encontró alta concentración de MDA, lo cual es indicador de incremento en el estrés oxidativo en las hojas de esta planta (Elsheery y Cao, 2008; Ayala *et al.*, 2014).

Así mismo, en las tres variedades de papa de este estudio, después del primer día de rehidratación, se redujo el contenido de MDA pero no hasta los valores de las plantas irrigadas (Fig. 3-2A y 3-2B respectivamente). Adicionalmente, las regresiones derivadas de los resultados muestran relaciones lineales entre el  $\Psi_h$  foliar y el contenido de MDA (Fig. 3-6B) y entre la pérdida de electrolitos y el contenido de MDA (Fig. 3-6G); lo que permite confirmar que en las variedades de *S. tuberosum* L. bajo déficit hídrico, se incrementó la degradación de membranas evaluada mediante la pérdida de electrolitos; respuesta que ha sido documentado para plantas de maíz (Valentovic *et al.*, 2006), trigo (Baji *et al.*, 2001), girasol (Gobadhi *et al.*, 2013) y Kochia (Masoumi *et al.*, 2010) sometidas a déficit hídrico.

Como respuesta de las plantas tolerantes a sequía, el incremento en el contenido de prolina y proteína total se asocia con el mantenimiento del estado hídrico en las células y también participa en la protección de las membranas, estructuras blanco de las especies reactivas de oxígeno generadas por el estrés por sequía (Blokhina *et al.*, 2003, Yordanov *et al.*, 2003, Masoumi *et al.*, 2010). En este estudio, se evidenció mayor protección de las membranas de las variedades de P. Suprema y Esmeralda por el bajo incremento por día en el contenido de MDA en estas variedades ( $0.14 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MVF}$  y  $0.17 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MVF}$ ) respectivamente; así como por el menor contenido de MDA en estas variedades (Fig. 3-2B); en contraste con D. Capiro cuyo incremento de MDA por día fue más alto ( $0.28 \mu\text{mol g}^{-1} \text{MVF}$ ) (Fig. 3-2B).

En las variedades de papa, el incremento en el contenido de prolina se puede relacionar con el efecto de este osmolito como osmoprotectante reportado en plantas sometidas a déficit hídrico (Anjum *et al.*, 2012; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Farhard *et al.*, 2011), cuya función es proteger componentes de membranas, enzimas y en general el aparato fotosintético del daño causado por el estrés oxidativo (Madhava *et al.*, 2006; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Farhard *et al.*, 2011). De esta manera, el relativamente bajo

contenido de MDA en P. Suprema y Esmeralda y más alto contenido de prolina en D. Capiro permiten sugerir que estas dos variedades están provistas de mecanismos enzimáticos para degradar los radicales libres y mitigar rápidamente el estrés oxidativo que estos pueden generar.

Evidencias de la defensa antioxidante enzimática de las variedades de papa fueron demostradas por el incremento diferencial en las actividades específicas catalasa (CAT) (Fig. 3-3A) y peroxidasa (POD) (Fig. 3-3B) en respuesta a la intensidad y duración del déficit hídrico; lo cual demuestra la capacidad de las variedades para reducir el efecto negativo de los radicales libres, y es un mecanismo que se ha asociado a la tolerancia a déficit hídrico; siendo la variedad Esmeralda la que presentó las actividades específicas CAT y POD más altas al día de menor de  $\Psi_h$  foliar (Fig. 3-3A y 3-3B respectivamente) con incrementos en 6.37 veces en actividad CAT y 17.16 veces en actividad POD con respecto al primer día de déficit hídrico. Adicional a esto, las regresiones lineales derivadas de los resultados muestran relaciones lineales entre el  $\Psi_h$  foliar y las actividades CAT (Fig. 3-6C) y entre el  $\Psi_h$  foliar y la actividad POD; resultados que son coherentes con el incremento encontrado en el contenido de MDA (Fig. 3-6A).

Estos resultados permiten afirmar que la variedad Esmeralda presentó una respuesta asociada con mayor actividad específica CAT y POD, que se relaciona con la menor degradación de membranas registrada por pérdida de electrolitos (Fig. 3-2A) y contenido de MDA (Fig. 3-2B); en esta variedad se indujo mayor síntesis y actividad específica de enzimas del sistema antioxidante, lo cual le permitió regular el metabolismo durante el estrés. Esta respuesta también ha sido reportado en plantas de tabaco (Cvikrová *et al.*, 2013), tomate (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), algodón (Deeba *et al.*, 2012) y pimienta (Anjum *et al.*, 2012) sometidas a déficit hídrico. Otro resultado a destacar en las variedades de papa de este estudio, se relaciona con los tiempos diferenciales en los que se indujo la defensa anti-oxidativa: desde el primer día de déficit hídrico para la actividad específica CAT (Fig. 3-3A) para las tres variedades; y desde el 2° día de déficit hídrico para la actividad específica POD para las tres variedades. Este resultado es coherente con lo reportado por otros autores (Benaude *et al.*, 2000; Weneger y Janzen, 2013; Gabriel *et al.*, 2013) quienes afirman que las enzimas CAT y POD son responsables de la detoxificación de peróxido de hidrógeno, actuando de forma complementaria (Noctor *et al.*, 2014; Cosio y Dunand, 2009; Blokhina *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2006); así que cuando la concentración de peróxido de hidrógeno a nivel celular es alta entre (40 y 500 mM) (Castro *et al.*, 2006), la enzima responsable de su degradación es la CAT, mientras a bajas concentraciones de  $H_2O_2$  (10 mM) actúa la POD (Castro *et al.*, 2006). El incremento en enzimas antioxidantes como CAT y POD importantes por su acción en la detoxificación de ROS es una respuesta que también se ha reportado plantas de crisantemo sometidas a déficit hídrico; en este estudio se reporta que a los 7 días de déficit se presentaron incrementos de CAT en 2,4 veces y de POD en 2,5 veces con respecto a las plantas irrigadas (Sun *et al.*, 2013). Los autores sugieren que el sistema antioxidante enzimático permite mantener un control estricto de los ROS. Así mismo, en dos variedades de caña de azúcar se evidenciaron resultados similares en plantas sometidas a 70% de déficit hídrico con incremento en más de 50 de  $\mu\text{mol min}^{-1} \text{mg}^{-1}$  de esta proteína con respecto a valores cercanos a 40  $\mu\text{mol min}^{-1} \text{mg}^{-1}$  de las plantas a capacidad de campo (Boaretto *et al.*, 2014). Igualmente, en variedades de ají, a medida que aumento progresivamente el déficit hídrico las plantas incrementaron la actividad CAT hasta un pico máximo a los 12 días después de

tratamiento, como estrategia de defensa oxidativa. En el estudio realizado por Ghobadi *et al* (2013), en dos variedades de girasol, se reporta incremento en las actividad CAT y POD en las plantas sometidas a déficit hídrico, como respuesta para detoxificar el peróxido producido durante estrés hídrico. Estos autores sugieren que CAT es efectiva detoxificando el  $H_2O_2$  en el citosol, mientras POD ejerce su acción en el cloroplasto donde no existe CAT. Para explicar el incremento en la actividad POD, Yoshida y colaboradores (2003) afirman que las POD son una familia de isoenzimas sintetizadas por plantas que utilizan el  $H_2O_2$ .

De forma complementaria, el incremento en azúcares solubles evidenciado en las variedades de *S. tuberosum* L. (Fig. 3-5A y 3-5B) de este estudio y reportado por otros autores en plantas de frambuesa (Morales *et al.*, 2013) y soya (Da Silva *et al.*, 2008) se ha relacionado con hidrólisis de almidón, cuando hay reducción en la tasa de fotosíntesis por cierre estomático cuando las plantas son sometidas a déficit hídrico (Rosa *et al.*, 2009). El almidón almacenado en los cloroplastos es degradado hasta azúcares simples, los cuales están involucrados en procesos metabólicos como moléculas señal que regulan la expresión de genes relacionados con fotosíntesis, metabolismo de sacarosa y síntesis de osmolitos (Rosa *et al.*, 2009). De forma similar el incremento en el contenido de azúcares también se ha evidenciado en plantas de papa *S. tuberosum* L. variedad Marfuna, como estrategia de ajuste osmótico para mantener las relaciones hídricas bajo sequía; los autores sugieren que este mecanismo involucra la acumulación de azúcares solubles que reducen el potencial osmótico de las células, con ello el agua ingresa a la célula y se mantiene la presión de turgencia; además los solutos actúan como osmoprotectores, estabilizando la membrana celular y manteniendo la turgencia (Farhard *et al.*, 2011). En el estudio adelantado por Morales y colaboradores (2013) en dos variedades de frambuesa se evidenció incremento en el contenido de azúcares con respecto a las plantas a capacidad de campo. Khan y Naqvi (2014), reportan incremento en el contenido de azúcares reductores en genotipos de trigo sometidos a déficit hídrico; se sugiere que la fructosa puede proteger membranas y otros componentes celulares de los efectos negativos de la sequía. Resultados similares en el contenido de azúcares reductores fueron mostrados por plantas de soya sometidas a restricción hídrica en las que se presentó incrementos del 19.2% a los 4 días de déficit hídrico (Da Silva *et al.*, 2008). Se sugiere que el incremento en la concentración de azúcares totales y azúcares reductores en plantas sometidas a restricción hídrica ocurre debido a la degradación del almidón promovida por la acción de la enzima amilasa (Da Silva *et al.*, 2008; Mohammadkhani y Heidari, 2008). El almidón desempeña un papel fundamental en la acumulación de azúcares solubles a nivel celular. Además de esto, la sacarosa es hidrolizada en glucosa y fructosa por la acción de la enzima invertasa ácida, la cual libera hexosas que pueden ser utilizadas en procesos metabólicos y de esta manera se incrementa la concentración de azúcares reductores bajo estrés (Da Silva *et al.*, 2008).

Así mismo, otro componente de la tolerancia a déficit hídrico reportado en plantas de papa (Philippus *et al.*, 2008), melón (Sanda *et al.*, 2011), pasto (Hu *et al.*, 2010), sorgo (Zegada-Lisarazu y Monti, 2012) y crisantemos (Sun *et al.*, 2013) es la capacidad de recuperación después de rehidratación; que aunque en muchos parámetros no se alcanzó hasta los valores de las plantas irrigadas, si hubo recuperación. Esta respuesta de recuperación al valor de las plantas irrigadas se

evidenció de forma diferencial entre las variedades de papa; el  $\Psi_h$  foliar (Esmeralda), el contenido de MDA (Esmeralda y P. Suprema), la actividad CAT (Esmeralda y D. Capiro), el contenido total de proteína (D. Capiro) y prolina (P. Suprema). Mientras, después de 1 día de rehidratación, la pérdida de electrolitos, el contenido total de azúcares y de azúcares reductores y la actividad POD no se restauraron a los valores de las plantas irrigadas en ninguna de las tres variedades de *S. tuberosum* L.

### 3.6 Conclusiones

- Las variedades de *S. tuberosum* L. toleraron un período corto de déficit hídrico de 4-6 días poniendo en marcha componentes del mecanismo de ajuste osmótico mediante la síntesis de prolina y azúcares reductores para reducir la pérdida de agua bajo condiciones de déficit hídrico e igualmente activaron componentes del mecanismo de defensa antioxidante de carácter enzimático para proteger moléculas y estructuras celulares.
- La variedad Esmeralda alcanzó el más bajo potencial hídrico foliar en un período más largo de déficit hídrico, probablemente debido a su respuesta temprana de ajuste osmótico por síntesis de prolina.
- La variedad Esmeralda presentó mayor capacidad de respuesta al período corto de déficit hídrico al controlar un día antes de la rehidratación, la pérdida de electrolitos y el contenido de MDA; como estrategia para mantener la integridad y la estabilidad de las membranas, un importante rasgo asociado con la tolerancia a sequía.

## 4. Crecimiento y Fenología de tres variedades andinas de papa (*Solanum tuberosum* L.) sometidas a estrés hídrico por suspensión de riego

### 4.1 Resumen

La sequía en el suelo es un factor ambiental que afecta, el crecimiento la fenología y la productividad de los cultivos. La hipótesis fue que las tres variedades de *Solanum tuberosum* L. presentarían respuesta diferencial a un período de déficit hídrico por suspensión del riego. El objetivo de este estudio fue analizar los efectos del estrés hídrico sobre la duración de los estados fenológicos principales relacionados con la acumulación de grados día crecimiento (GDC) y sobre parámetros de crecimiento y rendimiento en tres variedades colombianas de *S. tuberosum* L: Diaco Capiro (CAP), Pastusa Suprema (PAS) y Esmeralda (ESM). Los tratamientos se dispusieron en el arreglo de parcelas divididas bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; en la parcela principal las variedades y en la subparcela el estado hídrico (déficit hídrico o irrigado). Las plantas irrigadas mantuvieron el  $\Psi_h$  foliar a valores cercanos a 0 MPa y un potencial matricial del suelo cercano a 0 KPa durante todo el ciclo de vida. El tratamiento de déficit hídrico se impuso por suspensión de riego a los 74 días después de siembra (dds) durante el estado de inducción de tuberización. El estrés hídrico se aplicó en un período corto de tiempo, 4 a 6 días, hasta alcanzar en el suelo valores cercanos a -45 KPa. El nivel de estrés también se determinó midiendo el potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ), se han reportado valores más negativos a -1.6 MPa, como el punto de marchitez permanente del suelo para plantas de papa. El tratamiento de déficit hídrico se realizó hasta alcanzar un  $\Psi_h$  cercano a -2.0 MPa, después de lo cual las plantas fueron rehidratadas. El déficit hídrico indujo acortamiento en la longitud de la aparición del órgano floral y floración en CAP; desarrollo de hojas y maduración de frutos en ESM y desarrollo de hojas y formación de brotes laterales en SUP. Los estadios fenológicos de desarrollo formación de frutos y maduración de frutos no ocurrieron en las variedades CAP y SUP. El período de déficit hídrico indujo reducción en la longitud del tallo, número de hojas por tallo, número de hojas por sitio y número de tallos principales por sitio. Las plantas de las tres variedades de *S. tuberosum* L. mostraron comportamiento relacionado con el mecanismo de escape o evitación del período de déficit hídrico mediante la acomodación del metabolismo para acortar la duración de los estadios fenológicos de acuerdo a la variedad.

**Palabras clave:** sequía, estados de desarrollo, escape, grados calor.

## Abstract

The dry soil is an environmental factor affecting growth phenology and productivity of crops. The hypothesis was that based on the performance of the varieties in the production areas, the three varieties of *Solanum tuberosum* L. showed differential response to a period of water deficit by irrigation suspension. The aim of this study was to analyze the effects of water stress on the length of the main phenological stages related to the accumulation of growing degree days (GDC) and growth parameters and yield in three Colombian varieties of *S. tuberosum* L: Diacol Capiro (CAP), Pastusa Suprema (SUP) and Esmeralda (ESM) in tuber induction (74 days after planting). The treatments were arranged in split arrangement under the design of randomized complete block with three replicates plots; varieties in the main plot and subplot water status (water deficit or irrigated). Irrigated plants maintained  $\Psi_h$  foliar at values close to 0 MPa and soil matric potential near 0 kPa throughout the life cycle. The drought treatment was imposed by suspending irrigation at 74 days after sowing (DAS) for the state tuber induction. Water stress was applied in a short time, 4 to 6 days until on the floor near -45 Kilopascals values. The stress level was also determined measuring the leaf water potential ( $\Psi_h$ ) to most negative values to -1.6 MPa, as the wilting point for potato plants. The drought treatment was performed until a  $\Psi_h$  close to -2.0 MPa, after which the plants were rehydrated. Water deficit induced shortening of the length of the onset of flowering in floral organ and CAP; leaf development and fruit ripening in ESM and leaf development and formation of side shoots in SUP. Phenological development stages of fruit formation and fruit ripening did not occur in the CAP and SUP varieties. The period of water shortage induced reduction in stem length, number of leaves per stem, number of leaves per site and number of main stems per site. The plants of the three varieties of *S. tuberosum* L. exhibited behavior associated with the mechanism of escape or avoidance of the period of water shortage through accommodation metabolism to shorten the duration of phenological stages according to the variety.

**Keywords:** drought, stages of development, escape, degree heat

## 4.2 Introducción

El aumento en la temperatura global tiene un efecto negativo en los caudales fluviales y en la disponibilidad de los recursos hídricos del planeta (Oki y Kanae, 2006). La sequía en el suelo generada por bajas precipitaciones, alta temperatura y evapotranspiración de agua en la atmósfera, es un suceso ambiental que afecta el crecimiento, desarrollo y productividad de los cultivos causando un efecto negativo en la agricultura a nivel mundial (Hossain *et al.*, 2012; Körner y Basler, 2010).

El efecto de la sequía sobre la fenología ha sido estudiado en plantas como soya (Desclaux y Roumet, 1996), arroz (Lilley *et al.*, 1994) y frambuesa (Morales *et al.*, 2013). Se conoce que las plantas responden al déficit hídrico a través de mecanismos de escape y tolerancia (McDowell *et al.*, 2008). Una de las estrategias de las plantas para escapar al estrés es acortar la duración del ciclo de vida (McDowell *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2006; Touchette *et al.*, 2009). Igualmente en condiciones de déficit hídrico, se ha reportado la reducción en el crecimiento en plantas como papa (Ierna y Mauromicale, 2006, Lahlou *et al.*, 2003; Yuan *et al.*, 2003), sorgo (Zegada-Lizarazu y Monti, 2013) y arroz (Lilley *et al.*, 1994). En plantas de papa, el déficit hídrico reduce el periodo de crecimiento del follaje por una madurez temprana

del cultivo, lo que causa un acortamiento del ciclo de vida y una reducción del rendimiento (Darwish *et al.*, 2006; Kuppinger *et al.*, 2014).

Así mismo, se ha demostrado que la temperatura es un factor que influye en los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas (Went, 1953; Barrios-Gómez y López-Castañeda, 2009; Struik, 1989; Hoyos *et al.*, 2012). El efecto de la temperatura sobre diferentes aspectos del desarrollo vegetal se ha estudiado en plantas de frijol (Barrios-Gómez y López-Castañeda, 2009), melón (Bouzo y Küchen, 2012), *Arabidopsis* (Springate y Cover, 2014) y papa (Struik, 1989). La acción de la temperatura sobre el crecimiento y el desarrollo vegetal está dada por la acumulación del calor, expresada en los grados día requeridos para que la planta alcance un estado fenológico específico (Bonhomme, 2000; Mazurczyk *et al.*, 2003; Barrios-Gómez y López-Castañeda, 2009; Hoyos *et al.*, 2012). Los grados día acumulados se calculan a partir de la temperatura base, ó temperatura mínima requerida para que un proceso ocurra y por debajo de la cual la planta no alcanza el estado fenológico específico (Timlin *et al.*, 2006; Bonhomme, 2000; Bouzo y Küchen, 2012); mientras la temperatura óptima es aquella a la cual, un proceso alcanza la tasa máxima (Bonhomme, 2000).

El efecto de la temperatura sobre procesos de crecimiento y desarrollo puede ser estudiada mediante la aproximación de grados día acumulados y requeridos para que la planta alcance un estado fenológico particular (Villasaca *et al.*, 1986) y la relación de los grados día con la ocurrencia de estados específicos de desarrollo ha sido estudiado en diferentes genotipos de papa (Mazurczyk *et al.*, 2003; Timlin *et al.*, 2006; Sale, 1979; Ewing, 1981), pero no para variedades Colombianas.

*Solanum tuberosum* L. es una especie ampliamente cultivada en el mundo por su gran importancia en la alimentación (Kiuper *et al.*, 2001). En Colombia y en otros países de Suramérica esta especie es cultivada en zonas altas de topografía montañosa, con poca o ninguna disponibilidad de riego, por lo cual frecuentemente es sometida a déficit hídrico. En la actualidad no se dispone de información acerca del efecto del déficit hídrico sobre el crecimiento y fenología de variedades de papa colombianas, conocimiento que puede contribuir para implementar estrategias de manejo con el fin de reducir pérdidas económicas causadas por este estrés abiótico. El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto del déficit hídrico impuesto al inicio de tuberización sobre la fenología y los requerimientos de grados día, parámetros de crecimiento y rendimiento potencial de tres variedades colombianas de papa (*Solanum tuberosum* L.).

### 4.3 Materiales y métodos

**Condiciones experimentales.** El experimento se realizó en el año 2013, bajo invernadero en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia (4°35'56" LN; 74°04'51" LO), altitud de 2.600 msnm, temperatura media de 17.43°C, humedad relativa promedio de 76.24%. Se utilizaron tubérculos semilla de 50 ( $\pm$ 10) g de las variedades de papa Diacol Capiro (CAP), Pastusa Suprema (SUP) y Esmeralda (ESM) (*Solanum tuberosum* L.) que fueron sembrados en bolsas plásticas negras con 5 kg de suelo franco limoso, pH 6,3. La densidad poblacional, el plan de fertilización y el manejo agronómico se realizaron de acuerdo a recomendaciones comerciales para cultivo de papa.

Los tratamientos se dispusieron en el arreglo de parcelas divididas bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; en la parcela principal las variedades y en la subparcela el estado hídrico (déficit hídrico o irrigado). Las plantas irrigadas mantuvieron el  $\Psi_h$  foliar a valores cercanos a 0 MPa y un potencial matricial del suelo cercano a 0 KPa durante todo el ciclo de vida. El tratamiento de déficit hídrico se impuso por suspensión de riego a los 74 días después de siembra (dds) durante el estado de inducción de tuberización, estado de desarrollo reportado por varios autores como el estado más susceptible a la sequía en plantas de papa, debido a que el estrés en este punto reduce el rendimiento (Liu et al., 2005; Texeira y Pereira, 2007; King et al., 2003). El estrés hídrico se aplicó en un período corto de tiempo, 4 a 6 días, hasta alcanzar en el suelo valores cercanos a -45 KPa, que son considerados como causantes de estrés hídrico en papa (Kawakami et al., 2006; Wang et al., 2007; Aksic et al., 2014). El nivel de estrés también se determinó midiendo el potencial hídrico foliar ( $\Psi_h$ ), se han reportado valores más negativos a -1.6 MPa, como el punto de marchitez permanente del suelo para plantas de papa (Vos y Haverkort 2007 y Jensen et al., 2010; Rolando et al., 2015). El tratamiento de déficit hídrico se aplicó hasta alcanzar un  $\Psi_h$  cercano a -2.0 MPa, después de lo cual las plantas fueron rehidratadas.

Durante el experimento, la temperatura mínima y máxima promedio del aire y la radiación fue registrada con estación climática MCR200 de la empresa  $\mu$ Metos (Austria) instalada a 0.50 m del suelo. El déficit de presión de vapor (DPV) promedio se calculó por el método propuesto por Allen et al. (2006) y Santos et al. (2013) a partir de la temperatura y humedad relativa máximas y mínimas.

**Fenología y requerimientos de grados día acumulados.** Durante el ciclo de vida de las plantas de cada variedad se registraron los cambios vegetativos y reproductivos para establecer los principales estados fenológicos, desde la emergencia hasta la senescencia, según escala propuesta por Meier (2001) para analizar cambios en la duración de los estados fenológicos de desarrollos principales y confirmar si las plantas de papa, despliegan el mecanismo de escape al estrés. La ocurrencia de un estado fenológico se registró cuando el 50% de las plantas alcanzaron el estado fenológico específico propuestos por escala BBCH (Meier, 2001). Durante el ciclo de vida del cultivo, en seis plantas por tratamiento se registró: el día de la emergencia, el número de hojas por planta con expansión mayor a 4 cm<sup>2</sup>, el número de tallos secundarios con longitud mayor a 10 cm, el número y la longitud de los tallos principales con longitud mayor a 10 cm, el porcentaje de cobertura del follaje, el período de desarrollo de tubérculos, el número de botones florales con longitud mayor a 5 mm, el número de flores abiertas por planta (floración), el número de bayas por planta, la forma y coloración de las bayas, la coloración de tallos y hojas.

En adición, quincenalmente se registró: a) la longitud del tallo (desde el cuello de la raíz hasta el meristemo apical del tallo), b) el número de hojas por tallo y por sitio de siembra (conteo directo), c) el número de tallos principales por sitio de siembra y a los 164 días en 10 plantas por tratamiento, se registró el rendimiento potencial a partir del peso fresco de tubérculos por sitio. Los parámetros de crecimiento se presentan de acuerdo a los modelos de mejor ajuste con coeficiente de correlación ( $R^2 > 0.90$ ) para la mayoría de parámetros.

En cada estado fenológico se calcularon los grados día crecimiento (GDC), de acuerdo a la ecuación  $GDC = ((T_{max} + T_{min}) \div 2) - T_{base}$  (Juskiw et al., 2001 y Arnold, 1959); donde  $T_{max}$  es la temperatura máxima del aire diaria,  $T_{min}$  es la temperatura mínima del aire diaria y  $T_{base}$  es la temperatura base de 6°C reportada para el cultivo (Morales-Fernández et al., 2011).

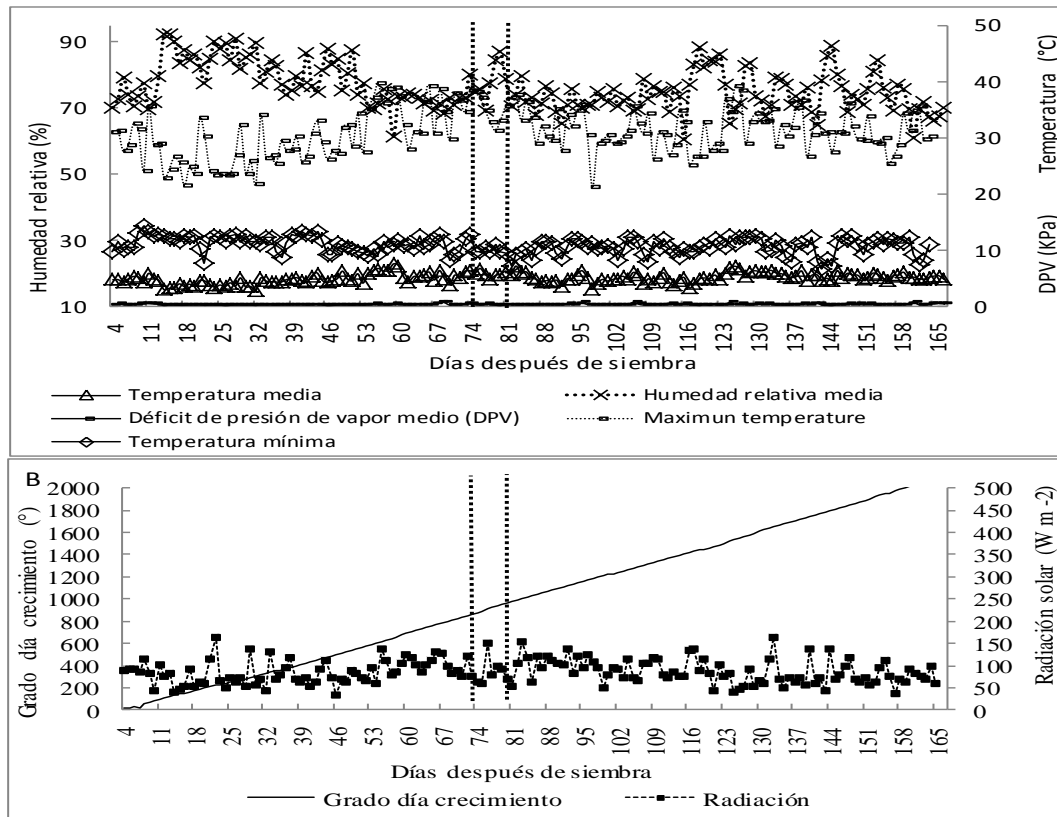


## Análisis estadístico

Las variables evaluadas se analizaron mediante pruebas de ANOVA y la comparación de medias se realizó mediante la prueba de Tukey ( $P \leq 0.05$ ). El procesamiento de la información se realizó con lenguaje R (R development core team, 2010).

## 4.4 Resultados y discusión

Durante el experimento, la temperatura máxima y mínima promedio del aire fue de  $10.54 \pm 1.3^\circ\text{C}$  y  $34.51 \pm 3^\circ\text{C}$  respectivamente; la humedad relativa mínima y máxima promedio fue de  $46.97 \pm 10.2\%$  y  $98.81 \pm 1.56\%$ , respectivamente. El promedio de déficit de presión de vapor (DPV) fue de  $0.38 (\pm 0.8)$  KPa (Fig. 4-1A) y la radiación promedio dentro del invernadero fue de  $85.91 \text{ Wm}^{-2}$  ( $395.20 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). El promedio diario de GDC fue de  $12.5^\circ\text{C}$  y los grados calor acumulados hasta la senescencia fueron 1677 (Fig. 4-1B).



**Figura 4-1.** Parámetros climáticos y grados día durante el período de crecimiento de plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico. A. Patrones de temperatura ( $^\circ\text{C}$ ), humedad relativa (%) y DPV (KPa) y B. Grado día crecimiento acumulado y radiación solar.

## Fenología y requerimiento de grados día

La duración del período entre emergencia y final de la floración se acortó por el déficit hídrico para las variedades CAP y SUP; mientras para ESM fue igual (Tabla 4-2 y Figura 4-2). Para CAP, tuvo una duración de 82 días (d) para plantas irrigadas (931 GDC) y de

76 d (867 GDC) para plantas en déficit hídrico. Para las plantas de SUP irrigadas este periodo duró 76 d (867 GDC) y para las plantas en déficit hídrico 70 d (794 GDC). Para ESM bajo los dos estados hídricos tuvo una duración de 98 d (1118 GDC). La limitación hídrica aceleró la floración de las plantas de CAP y SUP en 6 d; mientras ESM no fue afectada por el déficit hídrico. Además, la duración total del ciclo de crecimiento para CAP, ESM y SUP bajo las condiciones irrigadas y déficit fue 148 d (1677 GDC) (Tabla 4-2 y Figura 4-2), dato menor al reportado por Núñez *et al.* (2011) de 165 d para ESM y CAP y 180 d para SUP. La menor longitud del ciclo de vida encontrada aquí, probablemente se debe a que en las condiciones del invernadero, la temperatura promedio del aire estuvo entre 17-20.98°C, superando la temperatura óptima para el crecimiento y desarrollo de plantas de *S. tuberosum* L. reportada por Sarquis *et al.* (1996) y Yuan y Bland (2004) entre 15 y 18°C en el suelo y en el aire, y superior a la reportada para zonas de producción de Cundinamarca entre 12 y 18°C (FEDEPAPA, 2004).

**Tabla 4-1.** Temperatura media del aire (°C) para cada estado fenológico de desarrollo en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico.

VARIEDAD	TEMPERATURA MEDIA POR ESTADIO FENOLÓGICO									
	ESTADO HÍDRICO	BROTACIÓN	DESARROLLO DE HOJAS	FORMACION DE BROTES LATERALES	CRECIMIENTO LONGITUDINAL DE TALLOS PRINCIPALES	DESARROLLO PARTES VEGETATIVAS COSECHABLES	APARICION ORGANO FLORAL	FLORACION	MADURACIÓN FRUTOS Y SEMILLAS	SENESCENCIA
Diacol Capiro	Irrigada	17.32	18.57	18.75	19.33	19.16	19.58	19.78	Nose presente	19.04
Diacol Capiro	Déficit hídrico	17.33	18.57	18.75	19.33	19.16	19.28	19.84	Nose presente	19.04
Esmeralda	Irrigada	17.34	18.55	19.03	19.33	19.16	19.36	19.53	19.27	19.27
Esmeralda	Déficit hídrico	17.35	18.57	18.96	19.28	19.16	19.36	19.53	19.27	19.27
Pastusa supr ema	Irrigada	17.36	18.68	19.28	19.28	19.16	19.46	20.08	Nose presente	19.53
Pastusa supr ema	Déficit hídrico	17.37	18.68	19.28	19.28	19.16	19.46	20.08	Nose presente	19.53

**Emergencia.** La emergencia fue del 50% para las tres variedades a los 13 d (136 GDC), a temperatura media de 17.33°C (Tabla 4.2 y Figura 4-2). Segura *et al.* (2006), reportaron emergencia del 50% en CAP y SUP a los 15 d y a los 30 d para ESM.

**Desarrollo de hojas.** El desarrollo de hojas en las tres variedades inició a los 13 d (136 GDC). Para CAP en los dos estados hídricos tuvo una duración de 85 d (1116 GDC), mientras que para ESM irrigada fue de 98 d (1258 GDC) y para ESM en déficit hídrico fue de 85 d (1116 GDC) (Tabla 4.2 y Figura 4-2). El desarrollo de hojas en SUP duró 126 d (1501 GDC) en plantas irrigada y 98 d (1258 GDC) en plantas en déficit hídrico (Tabla 4.2 y Figura 4-2). Segura y colaboradores (2006), reportan un tiempo de duración del desarrollo de las hojas de 81 d para CAP, de 109 para SUP) y de 95 d para ESM), lo cual difiere de lo encontrado aquí, debido a que las condiciones de crecimiento fueron diferentes en los dos estudios. El déficit hídrico acortó la duración del periodo de crecimiento del follaje (madurez temprana del cultivo) de las variedades PAS y ESM, acorde con lo reportado por Darwish *et al.* (2006) y Van Loon (1981). La temperatura media del aire de 18±0.5°C registrada fue más alta a la reportada como óptima (entre 15 y 18°C) para el crecimiento y desarrollo de plantas de *S. tuberosum* L. (Sarquis *et al.*, 1996 y Yuan y Bland, 2004) y a la temperatura media del aire en Bogotá durante el periodo de evaluación

fue de 13.84°C (IDEAM, 2014); lo que indica que bajo el invernadero, la temperatura fue levemente más alta que a libre exposición.

**Formación de brotes laterales.** Las tres variedades iniciaron formación de brotes laterales a los 27 d (283 GDC), no fue afectado por el déficit hídrico y se extendió por 43 d (794 GDC) para CAP, 94 (931 GDC) para ESM y 49 d (867 GDC) para SUP (Tabla 2). Segura *et al.* (2006) reportaron el inicio de la formación de brotes laterales en las mismas variedades a los 29 días después de emergencia (dde) para SUP y CAP, y a los 26 dde para ESM, lo cual es acorde con lo observado aquí (Tabla 4.2 y Figura 4-2).

**Tabla 4-2.** Duración estados fenológicos de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico.

VARIEDAD	DURACIÓN PARA CADA ESTADO FENOLÓGICO									
	ESTADO HÍDRICO	BROTACIÓN	DESARROLLO DE HOJAS	FORMACION DE BROTES LATERALES	CRECIMIENTO LONGITUDINAL DE TALLOS PRINCIPALES	DESARROLLO PARTES VEGETATIVAS COSECHABLES	APARICION ORGANO FLORAL	FLORACION	MADURACIÓN FRUTOS Y SEMILLAS	SENESCENCIA
Diacol Capiro	Irigada	20	85	43	85	78	49	12	No se presento	9
Diacol Capiro	Déficit hídrico	20	85	43	85	78	56	6	No se presento	9
Esmeralda	Irigada	20	98	94	108	78	29	43	9	11
Esmeralda	Déficit hídrico	20	85	94	108	78	29	43	9	11
Pastusa suprema	Irigada	20	126	49	91	78	50	21	No se presento	16
Pastusa suprema	Déficit hídrico	20	98	49	91	78	50	15	No se presento	16

**Elongación tallo principal.** Las tres variedades iniciaron el crecimiento de tallos principales a los 13 d (136 GDC) y éste no fue afectado por el déficit hídrico, la duración del crecimiento de tallos fue de 85 d (1116 GDC) para CAP, 108 d (1367 GDC) para ESM y 91 d (1181 GDC) para SUP (Tabla 4.2 y Figura 4-2). La duración del estado de elongación de tallos principales para las tres variedades, fue mayor a la reportada por Segura *et al.* (2006) de 59 d para CAP, 81 d para EMS y 67 d para, SUP en condiciones de campo. Durante el estadio de elongación del tallo de acuerdo a duración de este diferente entre variedades, la temperatura media diaria de 19.33°C (CAP), 19.28 °C (SUP) y 19.28 °C (ESM) dentro del invernadero al igual que la radiación media diaria de 395,2 W m<sup>-2</sup> (Fig. 4-1 B) promovió el desarrollo de tallos en un periodo más largo de tiempo. A libre exposición, el IDEAM (2014) ha registrado temperatura menor (13.84°C); mientras la radiación solar media medida fuera del invernadero presentó valores superiores a 800 W m<sup>-2</sup>. La elongación del tallo depende de las fluctuaciones diurnas de temperatura (Erwin y Heins, 1995). Flores-López *et al* (2009), afirma que la baja intensidad de luz induce la elongación del tallo por incremento en el alargamiento de las células.

**Figura 4-2.** Estados fenológicos de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico de acuerdo a escala BBCH.

**Formación de tubérculos.** Las tres variedades iniciaron la tuberización a los 70 d (794 GDC) y esta se extendió por 78 d (1677 GDC) siendo igual en las plantas irrigadas y bajo déficit hídrico Tabla 4.2 y Figura 4-2). Segura *et al.* (2006) reportan inicio de tuberización a los 35 dde (es decir aprox. 50 días desde la siembra) con una duración de 102 d para CAP, 104 d para

SUP y 96 d para ESM. La duración del llenado de los tubérculos encontrada en este estudio fue menor en 24 d (CAP), 26 (SUP) y 18 (ESM), debido a que la tuberización es inhibida en alta temperatura (entre 15 y 27°C) (Ewing, 1981; Struik *et al.*, 1989). La temperatura promedio de 19.16°C que se presentó fue más alta que la promedio en las zonas de producción de estas variedades que está entre 12 y 18°C (FEDEPAPA, 2014) y generó disminución en la duración de la tuberización. La respuesta de inhibición de la tuberización por efecto de la alta temperatura, reportada para variedades de papa de día largo (Ewing, 1981), también se observó en las variedades andinas en este estudio. Se propone que esta reducción en la tuberización es el resultado de la reducción en la partición de asimilados propuesta por Ewing (1981). Otra respuesta reportada para variedades de día largo sometidas a alta temperatura, es la baja calidad y cantidad de los tubérculos y la disminución del rendimiento (Ewing, 1981), lo cual también se evidenció en las variedades andinas, que presentaron un rendimiento por planta inferior al óptimo de 1 Kg por planta reportado por Núñez (2011) (Fig. 4-3). Los GDC requeridos para el llenado de los tubérculos en las variedades de día corto del presente estudio estuvieron en un rango mayor (794 a 1677 GDC) al propuesto para *S. tuberosum* L (Russet Burbank) de día largo, que está entre 2000 y 2220 GDC (Goeser *et al.*, 2012).

**Emergencia de inflorescencias y floración.** La emergencia o aparición de botones florales en las inflorescencias (Meier, 2001) inició a los 48 d para CAP, a los 41 d para ESM y a los 48 d para SUP. La floración, registrada a partir de la presencia de flores abiertas (Meier, 2001) en CAP duró 12 d para plantas irrigadas y 6 d para plantas en déficit hídrico, para ESM en los dos estados hídricos duró 43 d y para SUP tuvo una duración de 21 d para plantas irrigadas y 15 d para plantas en déficit hídrico (Tabla 4.2 y Figura 4-2). Segura *et al.* (2006) reportan una duración de la floración de 56 d para CAP, 69 d para ESM y 41 d para SUP a libre exposición; se sugiere que la temperatura cercana a 19°C dentro del invernadero acortó la duración de la floración en las variedades de este estudio. La temperatura óptima que promueve la inducción floral en variedades de día largo debe ser menor a los 23°C (Muthoni *et al.*, 2012; Almekinders y Struik, 1994); en nuestro estudio con variedades de día corto, la temperatura máxima diurna fue superior a 30°C, lo cual probablemente redujo el período de duración de la emergencia de inflorescencias y la floración. De forma complementaria, la radiación solar promedio diaria más baja de 392.5 Watt m<sup>-2</sup> (1800 μmoles m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) (Fig. 4-1B) con respecto a la de libre exposición de 800 Watt m<sup>-2</sup> (3680 μmoles m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), determinó una más baja incidencia de fotones de luz roja que activan el fitocromo, por ello probablemente se redujo la floración de las plantas (Ruíz *et al.*, 2002).

**Desarrollo de frutos y maduración de frutos y semillas.** Las variedades CAP y SUP no formaron frutos; mientras que ESM formó frutos en menos de un 25% de las plantas durante 35d para las plantas irrigadas y a los 11 d en las sometidas a déficit hídrico (Figura 4-2); posteriormente ocurrió la maduración de frutos durante un período de 11 d. Segura *et al.* (2006), observaron el desarrollo de frutos a los 109 después de emergencia, por un período de 13 d para ESM. En el presente estudio SUP y CAP no formaron frutos por su alta androesterilidad (Segura *et al.*, 2006).

**Senescencia.** La senescencia, registrada desde el inicio de amarillamiento de las primeras hojas hasta que tallos y hojas se tornan blanquecinos y secos por muerte de la planta (Meier, 2001), tuvo una duración diferente para las variedades, 9 d para ESM, 16 d para SUP y 37 d para CAP (Tabla 4.2 y Figura 4-2). Segura *et al.* (2006) reportan duración de la senescencia de las hojas y tallos de 27 d para ESM y CAP y de 20 d para SUP. Ewing y Struik (1992) afirman que la senescencia puede ser acelerada por incrementos de temperatura como ocurrió

aquí en ESM y SUP (Figura 4-2). Posiblemente, la temperatura cercana a 19°C, más alta a la reportada para zonas de producción de papa en Cundinamarca (13.84°C), aceleró la senescencia en ESM y SUP (IDEAM, 2014).

### Parámetros de crecimiento y rendimiento

La longitud del tallo, el número de hojas por tallo y por sitio y el número de tallos principales por sitio presentaron diferencias significativas ( $P \leq 0.01$ ) entre variedades, pero no por efecto del estado hídrico (Tabla 4-4). Aunque se sabe que *S. tuberosum* L. es una especie con alta sensibilidad a la sequía debido a que presenta un sistema radical poco profundo (Liu *et al.*, 2006; Lahou *et al.*, 2006; Ierna y Mauricale, 2006; Amhadi *et al.*, 2010), la reducción moderada en los parámetros de crecimiento puede estar relacionada con la corta duración del periodo de déficit aplicado, no obstante que la planta alcanzó potenciales hídricos considerados muy bajos para una planta glicofita. Igualmente se ha reportado que la severidad de los efectos del déficit hídrico en los cultivos depende de la variedad, la duración de la sequía y del estado de desarrollo de las plantas (Tournieux *et al.*, 2003; Deblonde *et al.*, 2001).

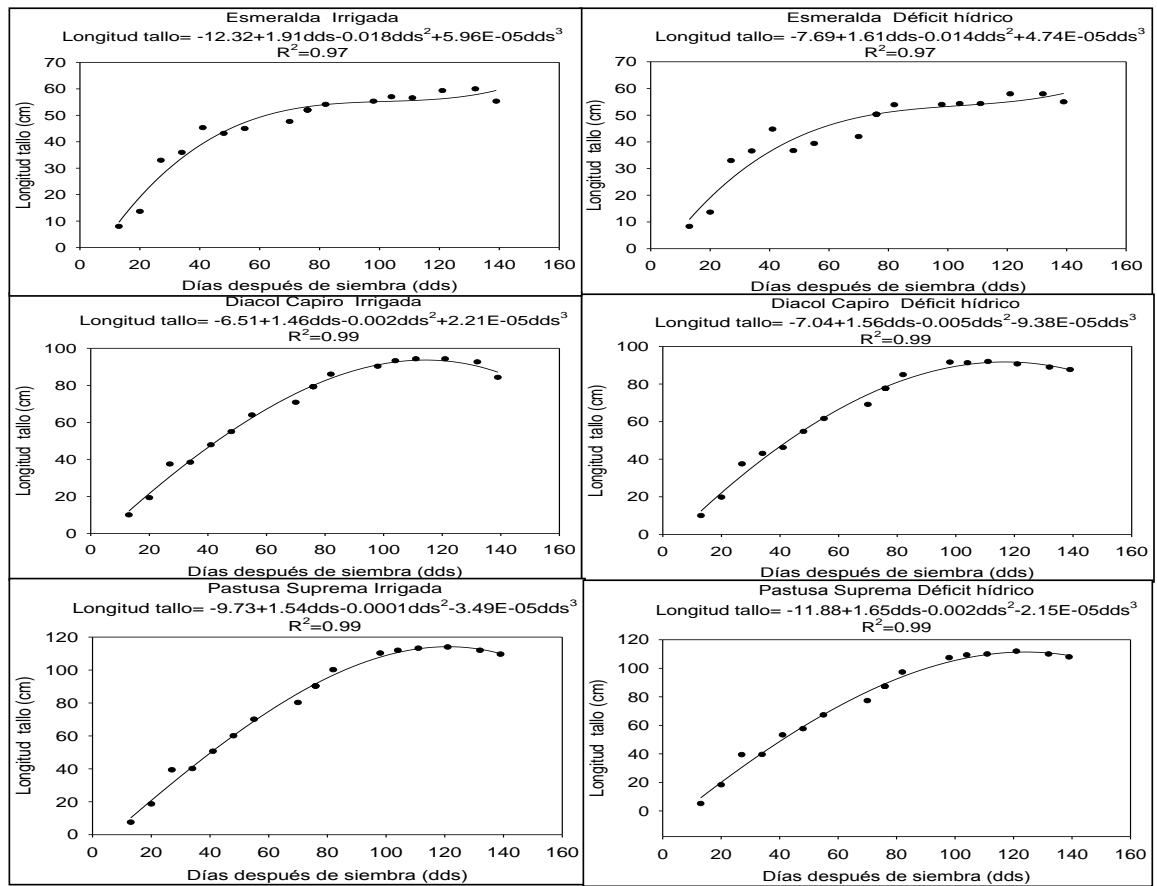
**Tabla 4-3.** Resultados ANOVA para los parámetros de crecimiento días después de siembra.

Parámetro de crecimiento	Fuente de variación	Días después de siembra																	
		13	20	27	34	41	48	55	70	76	76	76	82	98	104	111	121	132	139
Longitud tallo	Variedad (V)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
N° de hojas*tallo <sup>-1</sup>	Variedad (V)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
N° de hojas*sitio <sup>-1</sup>	Variedad (V)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
N° tallos principales*sitio <sup>-1</sup>	Variedad (V)	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
	Estado hídrico (EH)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	V x EH	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

**Longitud del tallo.** La mayor longitud del tallo la presentó SUP a los 121 d (1475 GDC), y la menor ESM y CAP (Fig. 4-3 y Tabla 4-4). Estos resultados son coherentes con los reportados por Núñez *et al.* (2009), quienes encontraron mayor acumulación de materia seca en SUP y menor en ESM y CAP. Para la longitud del tallo para las tres variedades bajo los dos estados hídricos, el modelo de mejor ajuste de acuerdo al coeficiente de correlación ( $R^2 > 0.97$ ) fue el polinomial cúbico (Fig 4-3).

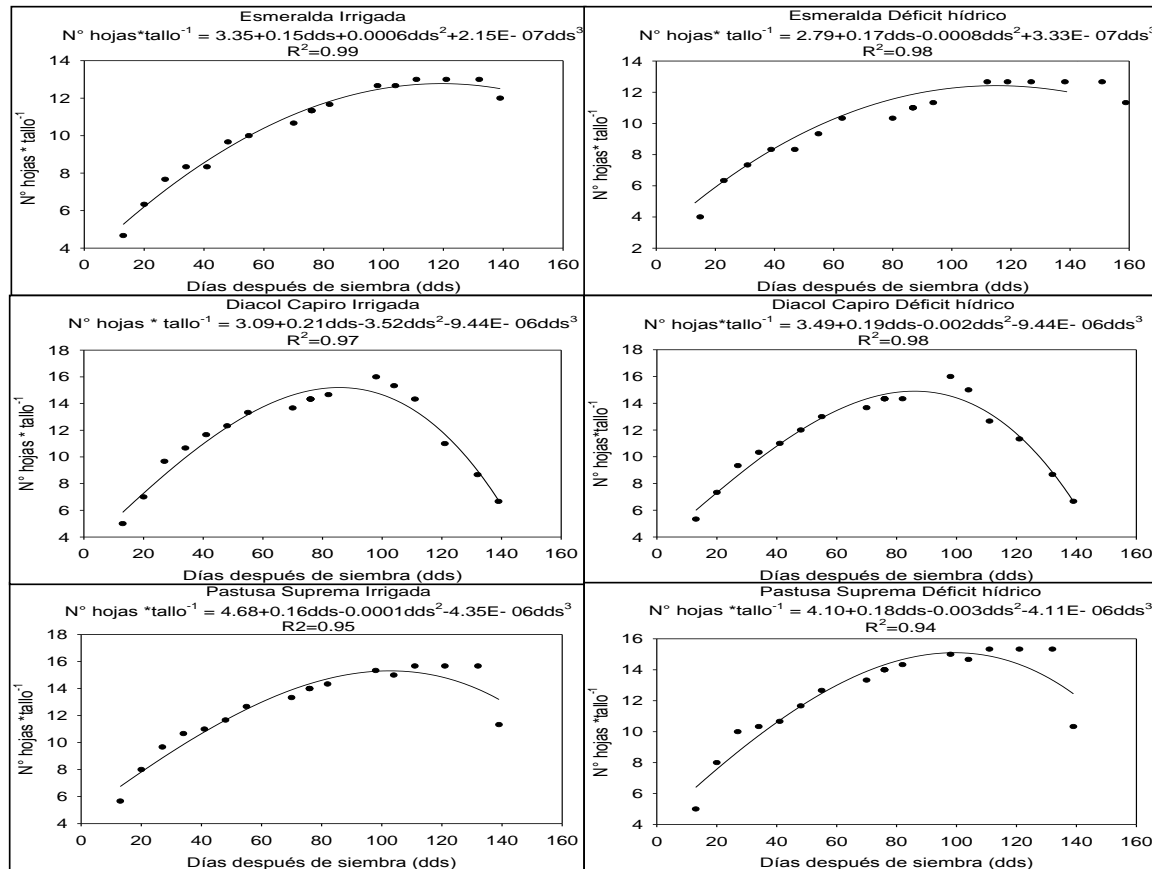
**Tabla 4-4.** Días después de siembra (dds) y grados día crecimiento (GDC) correspondientes durante el ciclo de crecimiento de las plantas de papa *S. tuberosum* L.

dds	13	20	27	34	41	48	55	70	76	76	76	82	98	104	111	121	132	139
GDC	125	195	272	349	433	520	613	822	908	908	908	990	1194	1267	1355	1475	1635	1733



**Figura 4-3.** Longitud del tallo en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a modelo polinomial. Los puntos indican promedios ( $n=3$ ) y la línea la tendencia.

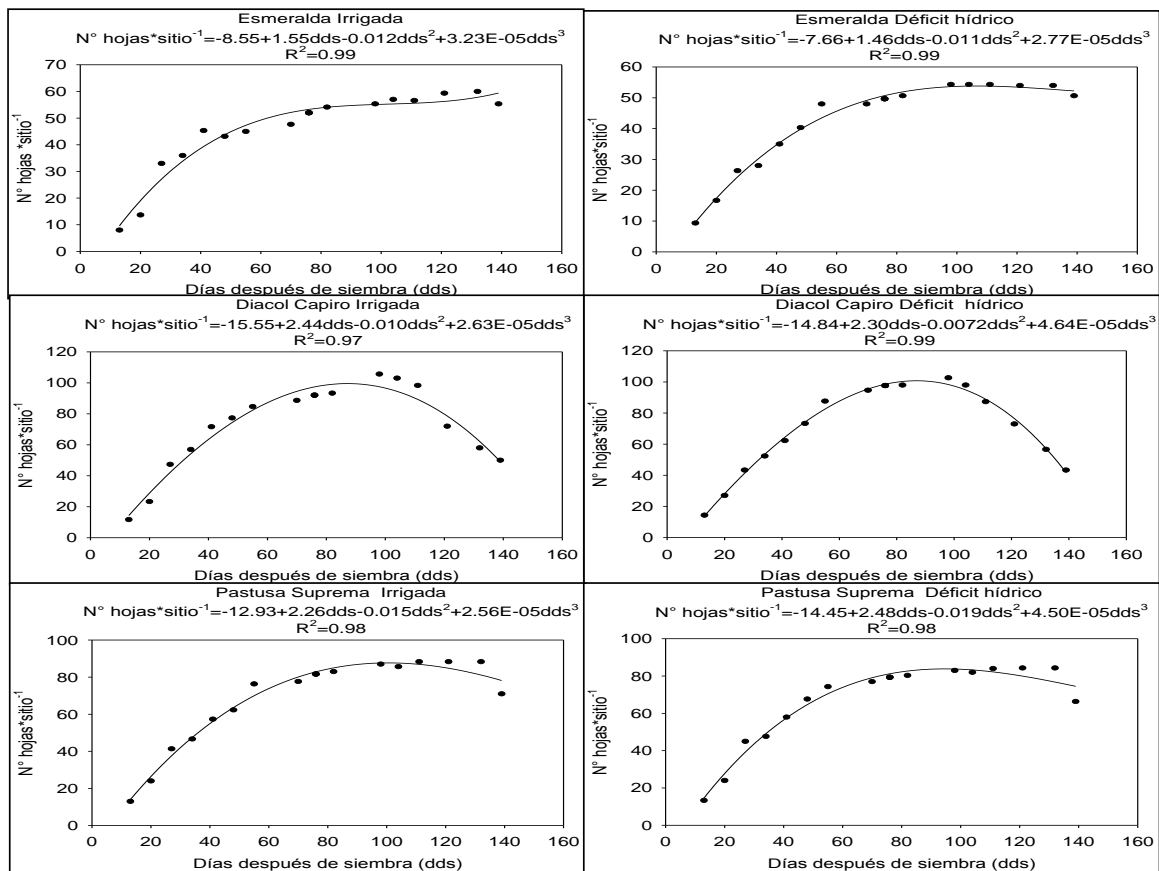
**Número de hojas por tallo y por sitio.** El número de hojas por tallo (Fig. 4-2B) y por sitio (Fig. 4-2C) no varió con el déficit hídrico. A los 98 d (1116 GDC) (Tabla 4-4), el número de hojas por tallo y por sitio fue de 16 y 105 para CAP, 15 y 87 para SUP y 12 y 54 para ESM (Fig. 4-4 y 4-5). Para el número de hojas por tallo y por sitio para las tres variedades y bajo los dos estados hídricos, el modelo de mejor ajuste de acuerdo al coeficiente de correlación ( $R^2 > 0.94$ ) fue el polinomial cúbico (Fig 4-4 y 4-5).



**Figura 4-4.** Número de hojas por tallo en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades Diacol Capiro, Esmeralda y pastusa Suprema irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a modelo polinomial. Los puntos indican promedios ( $n=3$ ) y la línea la tendencia.

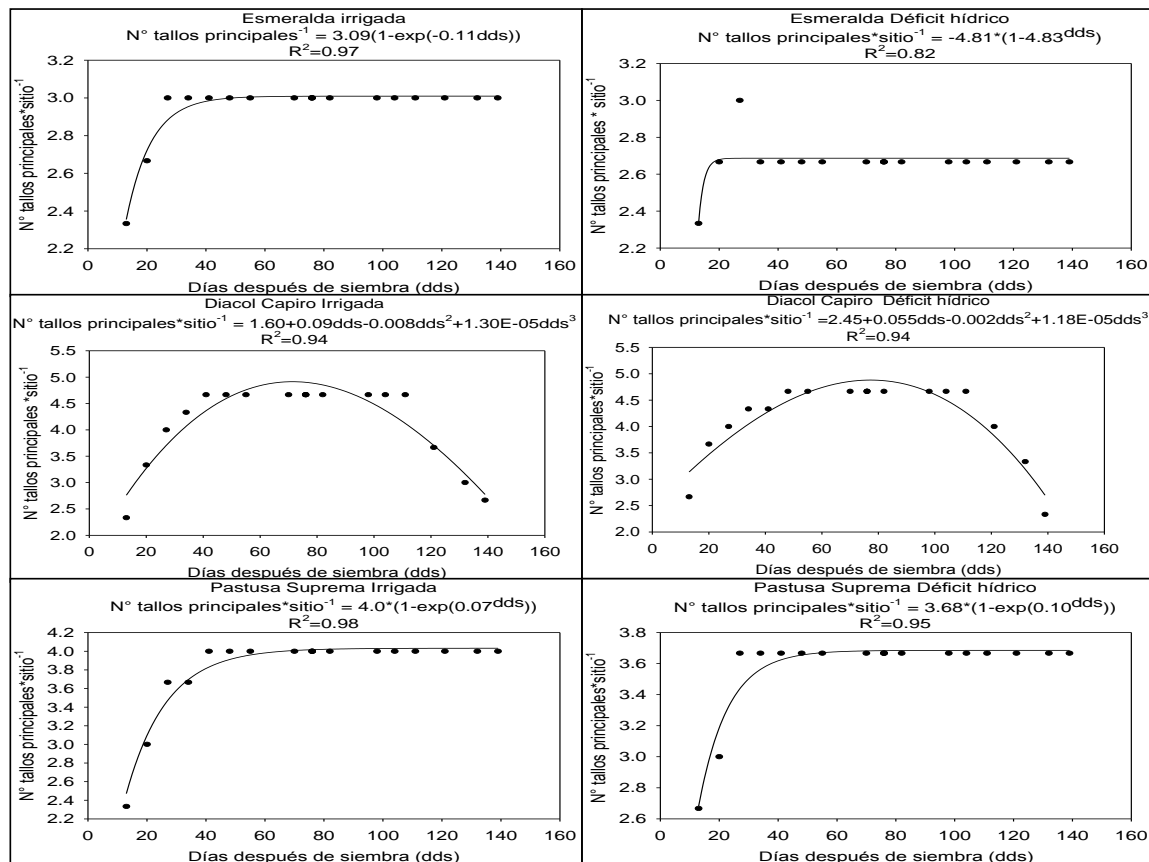
La duración del desarrollo follaje verde fue de 132 d para ESM y SUP y 98 d para CAP (Fig. 4-4 y 4-5). La longitud del periodo vegetativo en plantas de *S. tuberosum* L debe estar entre 99 dde y 104 dde para clones tempranos y entre 123 dde a 128 dde para clones tardíos (Allen y Scott (1980). La tasa de aparición de hojas hasta los 111 d fue de 0.8 hojas por planta por día para CAP, 0.5 para ESM y 0.7 para SUP.





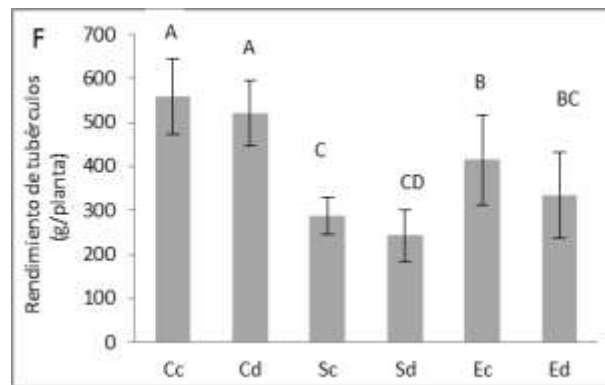
**Figura 4-5.** Número de hojas por sitio en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a modelo polinomial. Los puntos indican promedios ( $n=3$ ) y la línea la tendencia.

**Número de tallos principales por sitio.** El número de tallos principales no varió con el déficit hídrico (Fig. 4-6). El número de tallos principales fue de 4.67 para CAP, 4 para SUP y 3 para ESM. La morfología del tallo es influenciada por la temperatura, por consiguiente a temperaturas por encima de 25°C se reduce la ramificación de las plantas de papa (Struik *et al.*, 1989), la temperatura media diaria de 18.75 °C (CAP), 19.95 °C (SUP) Y 18.79 °C (ESM) favoreció el desarrollo de tallos principales. Para el número de tallos principales por sitio, el modelo de mejor ajuste de acuerdo al coeficiente de correlación ( $R^2 > 0.80$ ) fue el modelo polinomial para CAP y el modelo exponencial para ESM y SUP (Fig 4-6).



**Figura 4-6.** Número de tallos por sitio en plantas de papa (*S. tuberosum* L.) de las variedades CAP, ESM y SUP irrigadas y sometidas a déficit hídrico ajustado a modelo polinomial para Diacol Capiro y a modelo exponencial para Esmeralda y Pastusa Suprema. Los puntos indican promedios (n=3) y la línea la tendencia.

**Rendimiento potencial de tubérculos.** Fue disminuído por el déficit hídrico en 16.68% para CAP, en 15.45% para SUP y en 19.46% para ESM, sin embargo las diferencias no fueron estadísticamente significativas debido al alto valor de las desviaciones estandar (Fig. 4-3). Se ha reportado que *S. tuberosum* L. es sensible al déficit hídrico y el agua disponible no debe reducirse más del 30% para alcanzar óptimos rendimientos (Darwish *et al.*, 2006; Tourneux *et al.*, 2003). Se ha reportado que la disponibilidad limitada de agua durante los diferentes estadios de desarrollo de la papa reduce el crecimiento, el rendimiento, el número de tubérculos por planta y el tamaño y la calidad de estos (Ierna y Mauromicale, 2010; Karafyllidis *et al.*, 1996; Yuan *et al.*, 2003). Aquí no observamos un efecto del déficit hídrico debido probablemente, como ya se mencionó antes a la corta duración del estrés. Sin embargo debido a que el potencial hídrico de la hoja alcanzó un valor muy negativo, abajo del reportado como punto de marchitez permanente del suelo para papa en algunos estudios, los resultados sugieren que las tres variedades de papa estudiadas tienen mecanismos que les permiten tolerar una deshidratación rápida hasta potenciales hídricos foliares alrededor de -2.0 MPa, lo cual no había sido reportado para variedades colombianas; y el único reporte es para dos variedades peruanas, en las que hubo una mayor reducción del rendimiento a este valor de potencial hídrico foliar (Martínez y Moreno, 1992).



**Figura 4-7.** Rendimiento potencial de tubérculos en CAP, ESM y SUP sometidas a déficit hídrico y rehidratación. c es irrigada, d es tratamiento de déficit hídrico. Letras a, b, c, d y e son comparadas por prueba Tukey. Medias  $\pm$  DS (n=10).

## 4.5 Conclusiones

- Bajo las condiciones experimentales, la duración del ciclo biológico de las tres variedades fue de 148 d, con requerimiento de 1850 GDC.
- No hubo diferencias estadísticas en el peso fresco de los tubérculos, probablemente debido a que el periodo de estrés fue muy corto.
- Las plantas de las tres variedades mostraron un comportamiento relacionado con el mecanismo de escape del periodo de déficit hídrico mediante la acomodación del metabolismo para acortar la duración de los estadios fenológicos de aparición del órgano floral y floración en CAP, desarrollo de hojas y maduración de frutos en ESM y desarrollo de hojas y formación de brotes laterales en SUP.
- El estadio fenológico de formación de frutos no se presentó en las variedades CAP y SUP.
- Estos resultados muestran la plasticidad de las variedades para ajustar el metabolismo a los periodos de sequía estacional modificando la fenología.
- Igualmente, los resultados muestran que estas variedades tienen un alto potencial de respuesta a una deshidratación corta hasta alcanzar potenciales que resultan muy negativos para una planta glicófita.

## 5. Discusión final

*Solanum tuberosum* L. es una especie ampliamente cultivada en regiones del mundo, con gran importancia en la seguridad alimentaria (Kiuper *et al.*, 2001); que presenta alta sensibilidad a la sequía debido a que posee un sistema radical poco profundo (Liu *et al.*, 2006; Lahou *et al.*, 2006; Ierna y Mauricale, 2006; Amhadi *et al.*, 2010). Por consiguiente, en las épocas secas, la producción de los cultivos de papa es limitada frecuentemente por la condición de déficit hídrico (Tourneux *et al.*, 2003, Iernay Mauromicale, 2006, Bonilla, 2009, Lahlou *et al.*, 2003). Esta investigación tuvo como objetivo determinar el comportamiento fisiológico, bioquímico y de fenología de plantas de tres variedades colombianas de *S. tuberosum* L. sometidas a un periodo corto de déficit hídrico y a rehidratación con el fin de determinar mecanismos potenciales de respuesta de estos genotipos frente al estrés.

Los resultados presentados en los capítulos 2, 3 y 4 del estudio permiten afirmar que las tres variedades del estudio resultaron tolerantes al periodo de déficit hídrico poniendo en marcha mecanismos morfológicos y fisiológicos de forma diferencial. Los resultados son consistentes con el concepto de tolerancia que plantea que un genotipo es tolerante cuando tiene la capacidad para crecer, reproducirse y producir óptimo rendimiento bajo condiciones de restricción hídrica (Farooq *et al.*, 2009). De igual manera, los resultados de estos capítulos aportan información para dilucidar los mecanismos puestos en marcha por las variedades de papa, para aumentar su tolerancia al estrés, mantener la homeostasis y reducir el daño generado por el estrés, sin afectar el rendimiento. Así mismo, aportan elementos importantes para la comprensión de cómo las variedades regulan y mitigan el efecto negativo de la escasez de agua por un periodo corto y a 1 día de rehidratación; mostrando las diferencias fisiológicas, bioquímicas y de crecimiento entre las variedades estudiadas y permiten sugerir que existen diferencias varietales en la capacidad para generar respuestas rápidas para tolerar un estrés en el cual el potencial hídrico de la hoja alcanzó valores de -2.0 MPa en un periodo de tiempo corto (4-6 días), sin presentar reducción significativa en el rendimiento.

Para tolerar el periodo de déficit hídrico las variedades de *S. tuberosum* L. respondieron mediante la inducción de respuestas comunes relacionadas con los mecanismos morfológicos de evitación, plasticidad fenotípica e igualmente a partir de respuestas asociadas con los mecanismos fisiológicos de ajuste osmótico, defensa oxidativa y estabilidad de la membrana celular. Así, el mecanismo de evitación se evidenció a partir de respuestas como la reducción de la  $g_s$  como estrategia para reducir la pérdida de agua a partir del control de la transpiración (Macková *et al.*, 2013; Munné-Boscha *et al.*, 2009; Brodrib *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2010); lo cual permitió mantener el contenido de agua a nivel celular y la actividad fisiológica durante el periodo de estrés. Esta respuesta ha sido ampliamente reportada para otras variedades de papa (Liu *et al.*, 2005; Lahlou *et al.*, 2005; Ahmadi *et al.*, 2010) al igual que la limitación de la fotosíntesis

por disminución en la toma de  $\text{CO}_2$  (Kim *et al.*, 2005; Kulkarni y Phalke, 2009; Tourneux y Peltier, 1995; Tourneux *et al.* 2003; Moorby *et al.*, 1975; Ierna y Mauromicale, 2006).

El cierre estomático es una estrategia utilizada por las plantas para mantener el estado hídrico cuando el contenido relativo de agua (CRA) se reduce por debajo del 80% (Silva *et al.*, 2009, Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), sin embargo reduce la producción de fotoasimilados y es considerada por muchos autores como una respuesta no deseable que limita el crecimiento y desarrollo de la planta (Lawlor y Cornic, 2002; Ramachandra *et al.*, 2004; Ierna y Mauromicale, 2006). La variedad Esmeralda fue la que redujo más lentamente la  $g_s$  hasta el día 6 de déficit hídrico, sin embargo esto aquí no se vio reflejado en una mayor producción de biomasa probablemente por la corta duración del período de estrés.

En adición, otra respuesta asociada con el mecanismo de evitación que se hizo evidente en las variedades P. Suprema y Esmeralda para tolerar el período de déficit hídrico fue el incremento en la eficiencia en el uso del agua intrínseca, la cual fue más alta para Esmeralda. La alta  $WUE_i$  frecuentemente se ha relacionado con alto rendimiento y productividad de los cultivos, el cual en muchos casos es propuesto como un indicador de tolerancia a sequía (Blum, 2009; Hu *et al.*, 2006, Boutra *et al.*, 2010; Nackley *et al.*, 2014; Kinmonth-Schultz *et al.*, 2011). Aquí no se relacionó la alta  $WUE_i$  con alto rendimiento. Se propone que los genotipos que poseen mecanismos para maximizar la capacidad de absorción de agua del suelo e incrementar la difusión de  $\text{CO}_2$  al interior del mesófilo pueden ser considerados tolerantes a sequía (Blum, 2009; Boutra *et al.*, 2010; Hu *et al.*, 2006), como es el caso de Esmeralda.

Otra respuesta relacionada con el mecanismo de evitación que fue común en las variedades fue el incremento, aunque no significativo de la relación raíz/parte aérea, como estrategia de redistribución de la materia seca a la raíz para una mayor captación de agua del suelo.

Así mismo, otra respuesta fisiológica común en las tres variedades, fue el incremento en la temperatura de la hoja como resultado de la baja en la  $g_s$  y en la reducción en la transpiración. De forma similar, la diferente capacidad de los genotipos para generar respuestas rápidas bajo el período de déficit hídrico también se hizo evidente en la habilidad de las plantas de la variedad Esmeralda para acumular clorofila. El incremento en la concentración de clorofila es un rasgo, asociado con tolerancia a la restricción de agua y que se relaciona con aumento de la capacidad fotosintética y con altos rendimientos (Teixeira y Pereira, 2007), aquí evidenciado para la variedad Esmeralda. Este rasgo, se ha reportado en papa (Teixeira y Pereira, 2007) y ciertos genotipos de algodón, cebada y trigo (Li *et al.*, 2006; Ganji *et al.*, 2012; Deeba *et al.*, 2012). La restricción en el suministro de agua está relacionada con el mantenimiento de la concentración de clorofila en genotipos tolerantes a sequía con respecto a genotipos sensibles, dependiendo de la severidad y duración del estrés (Kpyoarissis *et al.*, 1995; Homayoun *et al.*, 2011; Arjenaky *et al.*, 2012).

La disminución en la producción de fotoasimilados no solo depende de las limitaciones estomáticas sino de limitaciones en la fase foto, por alteración de los fotosistemas como resultado del estrés oxidativo (Flexas y Medrano, 2002; Zlatev y Yordanov, 2004; Xu *et al.*, 2010). Aquí se encontró variación en parámetros asociados con la fluorescencia de la clorofila a bajo déficit hídrico, aunque  $F_v/F_m$  siempre fue superior a 0.83 sugiriendo que no hubo daño al aparato fotosintético, en ninguna de las variedades. La variedad Esmeralda restauró el Y(II), la TTE, el NPQ y el qP a los valores de las plantas irrigadas

un día antes de la rehidratación; esto se podría relacionar con la mayor capacidad de respuesta de esta variedad al déficit hídrico.

Como resultado derivado de la reducción en parámetros fisiológicos como el potencial hídrico foliar, el CRA y la fotosíntesis neta; las variedades también pusieron en marcha estrategias relacionadas con el mecanismo de plasticidad fenotípica demostradas a partir de la reducción moderada del crecimiento medido a partir de parámetros como la MS total (las tres variedades), LT (P. Suprema), la MSH (las tres variedades), la MST (P. Suprema) y RT por planta (Esmeralda), así como el incremento en la relación R/A (Esmeralda) (Fig. 11, capítulo 2), debido a que el cierre estomático inducido por el déficit hídrico generó reducción en la fotosíntesis neta y por lo tanto causó una reducción en la síntesis de fotoasimilados requeridos para crecimiento. Estos resultados son semejantes a los reportados en otras variedades de papa sometidas a sequía (Germ *et al.*, 2007, Ierna y Mauromicale, 2006, Lahlou *et al.*, 2003; Yuan *et al.*, 2003). La reducción moderada en los parámetros de crecimiento y rendimiento se explica considerando que aunque el potencial hídrico foliar disminuyó a un valor muy negativo, cercano al de marchitez permanente, el periodo de déficit hídrico se aplicó por un periodo corto de tiempo y las variedades presentaron una respuesta rápida para contender con el estrés generado. Algunos autores proponen que la severidad de los efectos del déficit hídrico en los cultivos depende de la variedad, la duración de la sequía y del estado de desarrollo de las plantas (Tourneux *et al.*, 2003; Deblonde *et al.*, 2001).

En adición, otras respuestas comunes a las tres variedades de papa se relacionan con el mecanismo fisiológico de ajuste osmótico, implicado en el mantenimiento del contenido de agua en las células y en incrementar la capacidad de absorción de agua mediante la síntesis de prolina y azúcares reductores. Este mecanismo de ajuste osmótico fue diferencial entre variedades, en Esmeralda el incremento en el contenido prolina fue el más alto y temprano desde el primer día después de estrés; mientras en D. Capiro y P. Suprema el contenido de prolina aumento desde el 2 día de estrés hasta valores más bajos. Con respecto al contenido de azúcares reductores se incremento en las tres variedades de forma diferencial, siendo más bajo para Esmeralda y más alto para D. Capiro, con aumento desde el 2 día de déficit Esmeralda y a un día después de déficit para D. Capiro y P. Suprema. El ajuste osmótico por acumulación de prolina y azúcares reductores es un mecanismo de tolerancia reportado en plantas de papa (Knipp y Honermeier, 2006, Farhard *et al.*, 2011; Yang *et al.*, 2013), tomate (Claussen, 2005; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010) y soya (Da Silva *et al.*, 2008) sometidas a déficit hídrico (Cvikrová *et al.*, 2013, Alizadeh *et al.*, 2011).

Así mismo, otro mecanismo común y puesto en marcha por las variedades de forma diferencial para aumentar la tolerancia al estrés, se relaciona con el sistema antioxidante enzimático medido aquí a partir de la actividad específica CAT y POD; como estrategia para controlar la producción de ROS y sus efectos negativos sobre la integridad y estabilidad de la membrana medida por el incremento en la pérdida de electrolitos y la peroxidación lipídica registrada como contenido de MDA. Las variedades desplegaron estrategias relacionadas con el sistema antioxidante enzimático a partir del incremento en la actividad específica de las enzimas CAT y POD, e incremento en el contenido de Carotenoides. A partir de la actividad específica CAT desde el primer día de déficit las plantas limpiaron los radicales libres producidos inicialmente y desde el segundo día y hasta el final del periodo de déficit hídrico de manera sincrónica mediante las dos enzimas del sistema antioxidante CAT y POD las variedades redujeron el daño potencial

de la ROS en las planta de papa *S. tuberosum* L. e incrementaron la tolerancia a la sequía. Los resultados aquí presentados son coherentes con resultados reportados en plantas de papa (Gabriel *et al.*, 2013; Wegener y Jansen, 2013), tomate (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010), girasol (Gobhadi *et al.*, 2013), crisantemo (Sun *et al.*, 2013), algodón (Deeba *et al.*, 2012), caña de azúcar (Boaretto *et al.*, 2014) y *Jatropha* (Silva *et al.*, 2012). Por otro lado, la variación en la pérdida de electrolitos y contenido de MDA permiten demostrar las diferencias varietales, aquí Esmeralda controló el incremento de la pérdida de electrolitos y el contenido de MDA tempranamente y antes de rehidratación; mientras D. Capiro y P. Suprema redujeron estos parámetros tardíamente a 1 día después de rehidratación. Se destaca que la variedad Esmeralda presentó mayor capacidad de restauración tanto de la perdida de electrolitos como del contenido de MDA; lo que demuestra que esta variedad está mejor capacitada fisiológicamente para mitigar los efectos negativos del déficit hídrico, cuando la disponibilidad de agua es un factor limitante de la producción de los cultivos. Generalmente, se acepta que el mantenimiento de la integridad y estabilidad de la membrana bajo déficit hídrico es un componente de la tolerancia de las plantas (Farooq *et al.*, 2009). Como se menciona, el otro elemento del sistema antioxidante no enzimático que fue utilizado diferencialmente por las variedades para tolerar el déficit hídrico fue el incremento en el contenido de carotenoides (Fig. 8E segundo capítulo). Esta respuesta también se puede asociar con la detoxificación y control de ROS, aquí evidenciada por la regulación y control del contenido de MDA y la pérdida de electrolitos, aún un día antes de rehidratación de acuerdo a variedad.

La capacidad de tolerancia de las variedades también fue demostrada por su rápida recuperación, debido a que como estas mantuvieron la actividad fisiológica durante el estrés sin afectar drásticamente el crecimiento y el rendimiento, las variedades mostraron su capacidad de recuperaron a un día después de rehidratación, restaurando los parámetros fisiológicos a valores de las plantas irrigadas. La capacidad rápida de recuperación a déficit hídrico, después de rehidratación de algunos genotipos ha sido asociada como un rasgo de tolerancia (Zegada-Lizarazu y Monti, 2013, Sanda *et al.*, 2012, Hu *et al.*, 2010).

Igualmente, se pudo establecer, que la reducción en el potencial hídrico foliar, bajo la condición de déficit hídrico, fue determinante en la respuesta de parámetros como la  $g_s$ , la A, la E, la WUEi, la temperatura de la hoja, el qP, el NPQ, el Y(II), la TTE, el contenido de Carotenoides (Tabla 2-2), el contenido de prolina, el contenido de MDA, la actividad específica CAT y POD, el contenido total de proteína, el contenido de azúcares reductores, el contenido total de azúcares y pérdida de electrolitos (Tabla 3-1). Los resultados aquí presentados son semejantes a los reportados en otras variedades de papa con respecto a la respuesta y comportamiento de parámetros fisiológicos (Germ *et al.*, 2007; Coleman, 2008; Boguszewska *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2014) y parámetros bioquímicos (Martínez y Moreno, 1992; Teixeira y Pereira, 2007; Boguszewska *et al.*, 2010; Rolando *et al.*, 2015) asociados con compuestos de ajuste osmótico y enzimas y compuestos antioxidantes como mecanismos de tolerancia a déficit hídrico.

La diferente capacidad de respuesta al déficit hídrico de las variedades estudiadas aquí también estuvo asociada con el mecanismo de escape del periodo de déficit hídrico, por el acortamiento de la duración de los estadios fenológicos de aparición del órgano floral y floración para D. Capiro, desarrollo de hojas y maduración de frutos para Esmeralda y desarrollo de hojas; mientras los estadios fenológicos de formación de frutos y maduración de frutos tanto en D. Capiro y P. Suprema no se evidenciaron. El

acortamiento de estados fenológicos por limitación hídrica es una respuesta característica que se ha evidenciado en plantas de soya (Desclaux, 1996), arroz (Lilley y Fukay, 1994) y frambuesa (Morales *et al.*, 2013) sometidas a sequía.

En síntesis y de acuerdo a lo expuesto anteriormente, la mayor capacidad de respuesta de la variedad Esmeralda para tolerar por más días el déficit hídrico (6 días) con respecto a las otras dos variedades se relaciona con respuestas fisiológicas como: la menor magnitud de reducción en la fotosíntesis neta por día de estrés, el incremento en la concentración de clorofila a y clorofila total, el mayor incremento en la WUEi, el mayor incremento en el contenido de Carotenoides, el incremento en el contenido prolina temprano desde el primer día después de estrés. La menor capacidad de respuesta de la variedad D. Capiro para tolerar un período más corto de déficit hídrico está determinada por la mayor reducción del CRA, reducción en la WUEi, menor incremento en el contenido de carotenoides y prolina, mayor incremento MDA, menor incremento en la actividad enzimática específica CAT y POD.

Igualmente, muchas de las respuestas presentadas por las variedades de este estudio han sido asociadas con características indicadoras de tolerancia a sequía en diferentes plantas (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2011; Silva *et al.*, 2012; Cazzoneli *et al.*, 2011; Homayoun *et al.*, 2011; Graca *et al.*, 2010; Zegada-Lizarazu y Monti, 2013). Los resultados obtenidos aquí son semejantes a los reportados en estudios previos para otras variedades de *S. tuberosum* L. en otros países en los que el déficit hídrico indujo cambios en parámetros fisiológicos, de crecimiento y rendimiento (Germ *et al.*, 2007; Coleman, 2008; Boguszevska *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2014; Martínez y Moreno, *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2006; Badr, 2010; Tourneux *et al.*, 2003; Lahlou *et al.*, 2003). La mayor capacidad de respuesta a déficit hídrico presentada por Esmeralda también se puede asociar con que esta variedad fue la que presentó índices de tolerancia más altos en un mayor número de parámetros, tanto fisiológicos como bioquímicos con respecto a D. Capiro y P. Suprema (Tablas 2-3 y 3-2).

De acuerdo a los resultados de este estudio, parámetros como la temperatura de la hoja, la fluorescencia de la clorofila a y la concentración de clorofila son adecuados indicadores de estrés en estas variedades, lo que los hace buenos candidatos para ser usados en estudios de caracterización de variedades en respuesta a déficit hídrico. La información aportada con este tipo de análisis es potencialmente útil para comprender la fisiología que subyace en las respuestas relacionadas y/o como marcadores aprovechables en programas de mejoramiento.

La información obtenida en este estudio aumenta el conocimiento acerca de los mecanismos implicados en la tolerancia a la sequía de las variedades colombianas de papa, considerando que para producir genotipos resistentes a sequía es necesario comprender las respuestas de las plantas a estrés. También puede aportar para desarrollar nuevas estrategias metodológicas que contribuyen para diferenciar los genotipos tolerantes a estrés, utilizando parámetros de crecimiento y rendimiento.



## 6. Conclusiones y Recomendaciones

### 6.1 Conclusiones

- Las tres variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda mostraron su diferente capacidad para generar respuestas rápidas frente al periodo corto de déficit hídrico, así como una alta capacidad de recuperación después de ser sometidas a un periodo de estrés hídrico corto que disminuyó su potencial hídrico hasta  $-2.0$  MPa. Estas respuestas incluyen evitación, tolerancia y escape.
- Las tres variedades generaron mecanismos fisiológicos para contender con el estrés como cierre estomático, ajuste osmótico y aumento del sistema antioxidante enzimático y no enzimático, sin reducir el rendimiento potencial. Esto sugiere su capacidad potencial para tolerar periodos de déficit de riego más largos en campo.
- En las tres variedades el rendimiento potencial no fue modificado por el déficit hídrico, posiblemente porque no hubo daño al aparato fotosintético; lo cual podría ser un indicador de la alta capacidad de las plantas de papa para mantener el fotosistema II funcional bajo estrés hídrico, rasgo fisiológico de gran importancia en la tolerancia a la sequía.
- La variedad Esmeralda durante el periodo de estrés hídrico presentó un aumento en el contenido de clorofilas, la  $WUE_i$  y una respuesta de ajuste osmótico temprana que indica su alto potencial de respuesta a estrés.
- Como respuesta de evitación al periodo de déficit hídrico para reducir la pérdida de agua por transpiración, las variedades cerraron los estomas progresivamente con un descenso paralelo en la fotosíntesis, siendo Esmeralda, la de mayor capacidad para sintetizar clorofilas a, b y total bajo el estrés lo que puede explicar la reducción más lenta de la fotosíntesis y la más una alta  $WUE_i$  que presentó esta variedad.

### 6.2 Recomendaciones

- Aunque los mecanismos fisiológicos de tolerancia a un periodo corto de déficit hídrico fueron dilucidados aquí para las variedades D. Capiro, P. Suprema y Esmeralda, se recomienda hacer otros estudios en los que se evalúe el efecto de periodos más largos de estrés y en campo para complementar los resultados obtenidos en este estudio.

- En futuras investigaciones para seleccionar variedades tolerantes a sequía pueden considerarse rasgos como el rendimiento, la concentración de clorofila, la temperatura de la hoja y el contenido de prolina como un osmolito inductor de la tolerancia a la sequía; ya que estos aportan información acerca de la capacidad de respuesta de los genotipos bajo la restricción hídrica; además son de fácil realización y no implican altos costos.

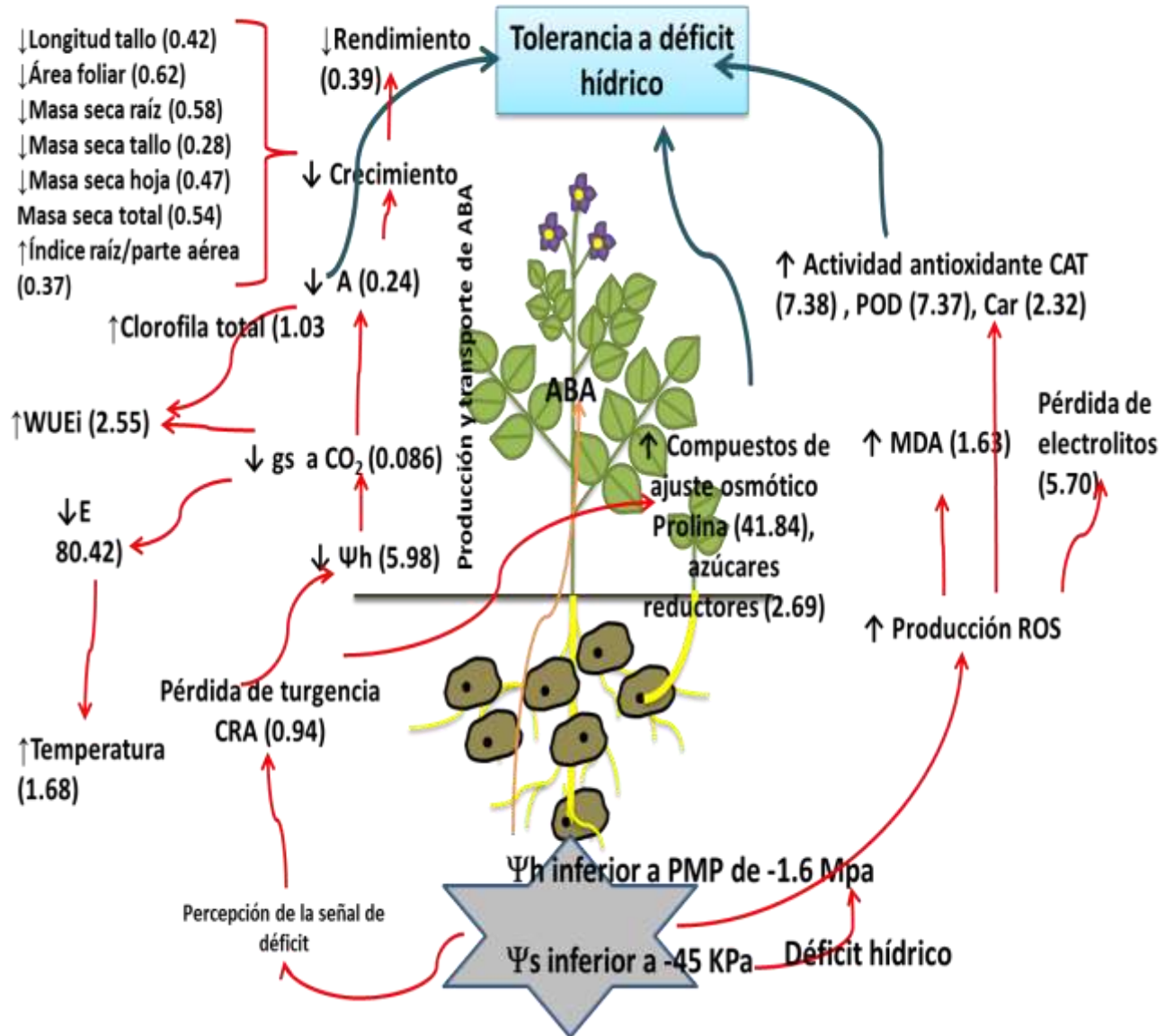
## **7. Modelo conceptual que involucra los índices de tolerancia para las tres variedades de *S. tuberosum* L. sometidas a déficit hídrico**

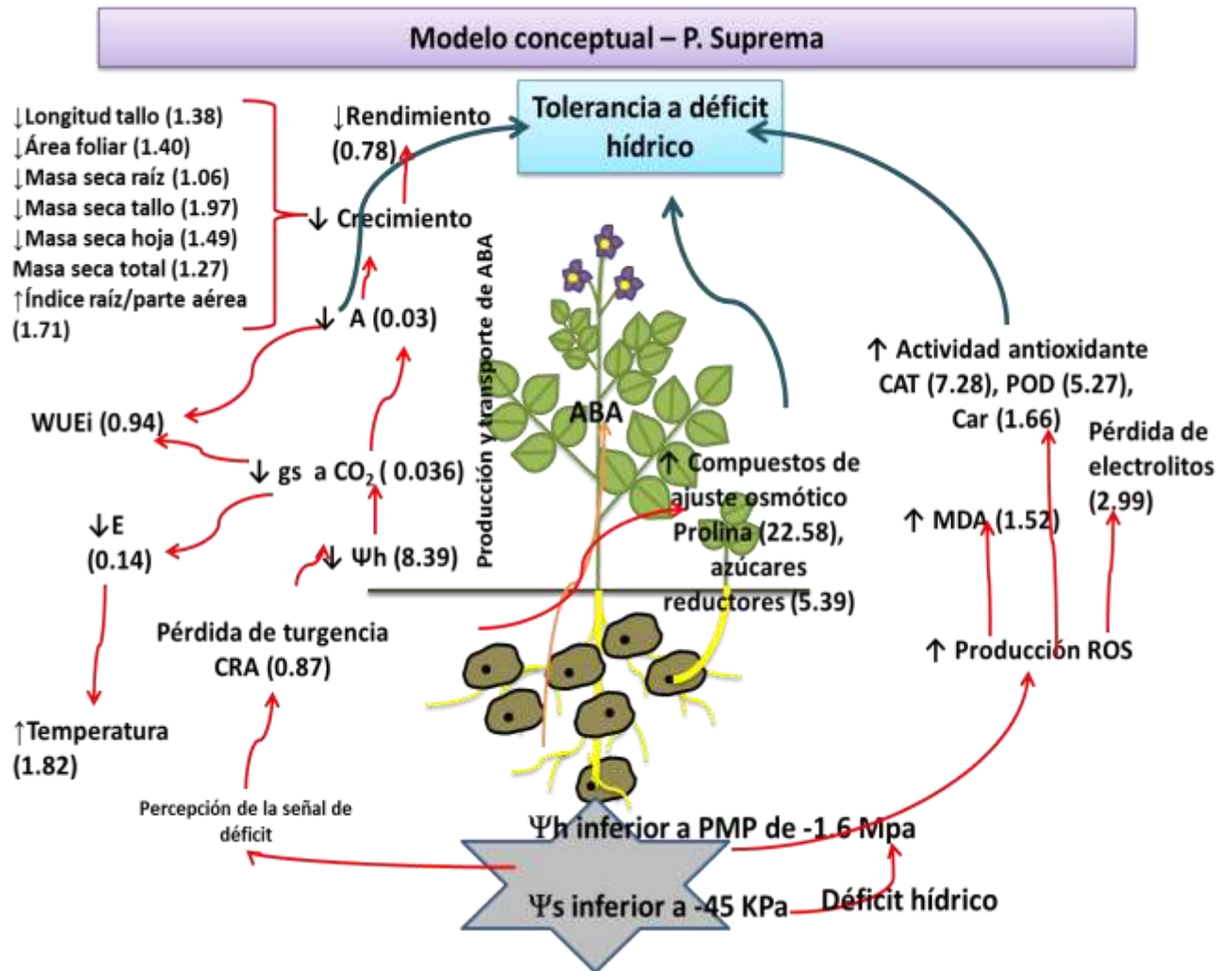
A continuación se presenta la explicación del modelo conceptual propuesto para las variedades de papa *S. tuberosum* L. sometidas a déficit hídrico, para ello se describen los eventos con base en resultados, no necesariamente en este orden debido a que muchas respuestas ocurren simultáneamente. Bajo la suspensión del riego, el déficit hídrico fue percibido por la planta de papa de las tres variedades como una reducción en el  $\Psi$  mátrico del suelo. En las tres variedades, se generó una reducción en el potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_h$ ) por pérdida de turgencia debido a que la tasa de transpiración excede la tasa de absorción y esto reduce el CRA. Como respuesta temprana para evitar la pérdida de agua por transpiración ( $E$ ), las plantas de las tres variedades cerraron los estomas. Esta disminución en  $g_s$ , disminuyó la pérdida de vapor de agua y a la vez disminuyó la fotosíntesis neta (las tres variedades) por baja disponibilidad de  $CO_2$ , y esta disminución en fotosíntesis neta generó disminución significativa ( $p < 0.001$ ) en parámetros de crecimiento como la masa seca total (las tres variedades), masa seca de las hojas (ESM y PAS), masa seca del tallo (PAS) y longitud del tallo (PAS) y no significativa de los demás parámetros de crecimiento evaluados. Además, como las variedades de papa regularon el contenido hídrico mediante cierre estomático, la reducción en conductancia estomática ( $g_s$ ) generó reducción en la tasa de transpiración ( $E$ ) y con ello se incrementó la temperatura de la hoja, por baja disipación de energía. Por otro lado, el déficit hídrico no generó daño al aparato fotosintético, pero se presentó un desbalance entre la fase foto y la síntesis y se redujeron parámetros como rendimiento cuántico fotoquímico ( $Y(II)$ ) (las tres variedades), tasa de transporte electrónico (TTE) (las tres variedades), "Quenching" fotoquímico ( $qP$ ) (PAS y ESM) e incremento en el "Quenching" no fotoquímico (NPQ) (las tres variedades). Así mismo, el desbalance entre la fase foto y la de síntesis generó incremento en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), lo cual conllevó a cambios en la estabilidad de la membrana registrados como incremento en la pérdida de electrolitos (las tres variedades) e incremento en la peroxidación lipídica medida como el incremento en el contenido de MDA (las tres variedades). Como respuesta de defensa para reducir el daño en la estabilidad e integridad de la membrana y también para la protección de macromoléculas y estructura, las plantas de las tres variedades incrementaron la actividad específica de enzimas como

CAT (desde el día 1 de déficit hídrico) y POD (desde el 2do día de déficit hídrico), así mismo incremento el contenido de Carotenoides desde el primer día de déficit hídrico. Así mismo, para mantener la presión de turgencia a nivel celular por reducción del potencial osmótico ( $\Psi_s$ ), las plantas de las tres variedades de papa, hicieron ajuste osmótico por acumulación de prolina: temprana para Esmeralda (1dddh) y tardía para DC y PS (2dddh) y de azúcares reductores temprana para DC y PS (a 1dddh) y tardía para ESM (al 2dddh), debido a que no se redujo el CRA a valores inferiores del 50% Buchanan et al (2000) proponen que el nivel crítico del CRA es  $\leq$  a 50% y que las plantas que pueden mantener el CRA a pesar de la red en  $\Psi_h$  hoja, este es un rasgo asociado con tolerancia a sequía.

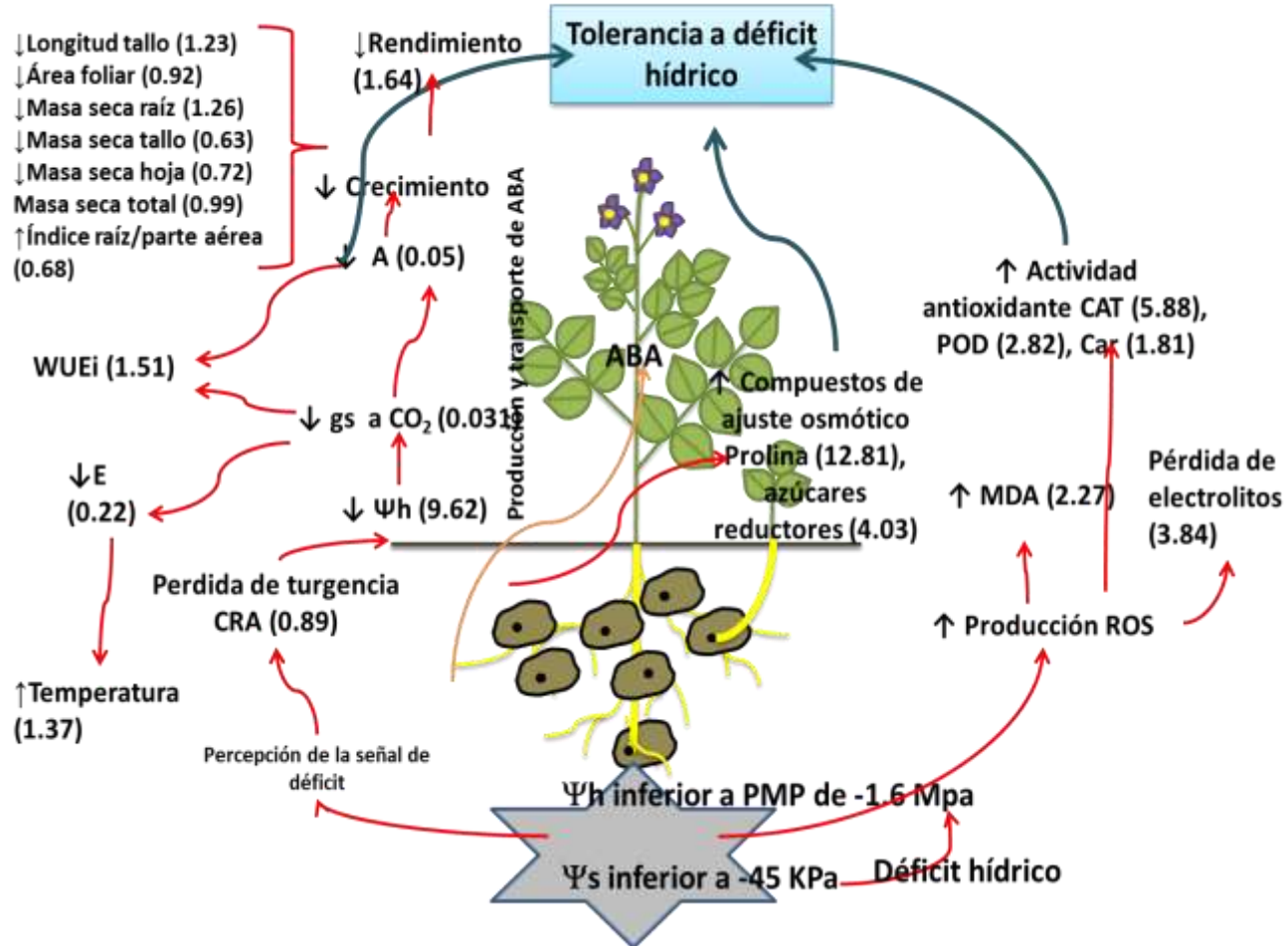
Los aspectos no comunes a las variedades de papa incluyen la menor reducción en la fotosíntesis neta por día de estrés en ESM que conlleva a alta eficiencia en el uso del agua intrínseca ( $WUE_i$ ); como respuesta asociada con el incremento en la tasa fotosintética ESM también incremento la concentración de clorofila b y clorofila total. Así mismo, como respuesta de tolerancia a déficit hídrico, ESM presentó la más alta la actividad específica CAT y POD; así mismo incremento las síntesis de compuestos de ajuste osmóticos como prolina, temprana a un día después de déficit hídrico y azúcares reductores tardía a dos días después de déficit hídrico. Estas respuestas, permitieron a ESM tolerar por un periodo más largo de tiempo el déficit hídrico, sin reducir el rendimiento. De esta manera, se propone a ESM como la variedad con mayor capacidad de tolerancia a déficit hídrico.

## Modelo conceptual - Esmeralda





# Modelo conceptual – D. Capiro



## 8. Anexos

### Anexo 1: Resultados análisis de suelo (AGRILAB LTDA)

TEXTURA	FRANCO-LIMOSO	pH	6.33	M
		CE (dSm)	0.76	B
Arena (%)	30	Sat. Hum (%)	35	M
Limo (%)	56	C.I.C.E (ME/100)	21.85	A
Arcilla (%)	14	C.O (%)	3.50	M

Potasio me/100g	1.15	450	ppm	A	Hierro ppm	8	D	Fosforo	ppm	8.8	B
Calcio me/100g	17.8	3567	ppm	E	Mn ppm	38	M	S-SO <sub>4</sub>	ppm	8.6	A
Mg me/100g	2.19	266	ppm	M	Cu ppm	1.1	B	N-NH <sub>4</sub>	ppm	18	B
Sodio me/100g	0.61	140	ppm	A	Zn ppm	12	A	N-NO <sub>3</sub>	ppm	37	B
Aluminio me/100g	NA	NA	ppm	NA	Boro ppm	0.09	D	-	-	-	

% Saturación Mg	10	Ca/Mg	8.13
% Saturación Na	2.79	Ca/K	15.5
% Saturación Al	NA	Mg/K	1.9
% Saturación K	5.26	(Ca+Mg)/K	17.4
% Saturación Ca	81.5		

### METODOLOGIAS ANALÍTICAS

PARÁMETRO	METODOLOGIA DE DETERMINACIÓN
TEXTURA	BOUYOCOS
CARBONO ORGANICO	WALKLEY BLACK Colorimetría
pH	Pasta de Saturación
C.E. (dS/m)	Extracto de Saturación
% SATURACION HUMEDAD	Con Base en el peso húmedo
C.I.C.E. (me/100 g)	Suma de Cationes.
FOSFORO ASIMILABLE (ppm)	Bray II. Colorimetría
NITROGENO AMONIAL (ppm)	Extracción con cloruro de Sodio. Colorimetría
NITROGENO NITRICO (ppm)	Extracción con Acetato de Sodio. Colorimetría
AZUFRE : S-SO <sub>4</sub> (ppm)	Extrac. Fosfato Monocálcico. Turbidimetría
K, Ca, Mg, Na	Extrac. Acetato de Amonio. Absorción Atómica
Aluminio Intercambiable	Extracción con Cloruro de Potasio. Volumetría
Fe, Mn, Cu y Zn (ppm)	Método de Mellich I
BORO (ppm)	Extracción con Fosfato Monocalcico. Colorimetría

### CLAVES

D	DEFICIENTE
B	BAJO
M	MEDIO
A	ALTO
E	EXCESIVO
M.I.	MUESTRA INSUFICIENTE
N.A.	NO ANALIZADO



## Bibliografía

Abdullah- Al-Mahmud Md, Altaf Hossain Md, Shamimuzzaman Ebna Habib Md, Shafiur Rahaman Md, Shawquat Ali Khan Md, Mahfuz Bazzaz (2014) Plant Canopy, Tuber Yield and Growth Analysis of Potato under Moderate and Severe Drought Condition. J Plant Sci 2(5): 201-208.

Ahmadi SH, Andersen MN, Plauborg F, Poulsen RT, Jensen CR, Sepaskhah AL, Hansen S (2010) Effects of irrigation strategies and soils on field-grown potatoes: Gas Exchange and xylem [ABA]. Agr Water Manage 97: 1486-1494

Aksic M, Gudzic S, Deletic N, Gudzic N, Stojkovic S, Knezevic J. (2014) Tuber yield and evapotranspiration of potato depending on soil matric potential. Bulgarian J Agric Sci 20(1): 122-126

Alian A, Altman A, Heder B (2000) Genotypic difference in salinity and water stress tolerance of fresh market tomato cultivars. Plant Sci 152: 59-65

Alizadeh A, Alizade V, Nassery L, Eivazi A (2011) Effect of drought stress on apple dwarf rootstocks. Tech J Eng App Sci 1: 86-94

Allen EJ, Scott R (1980) An analysis of growth of the potato crop. J Agric Sci 94: 583-606

Allen RG, Pereira LS, Smith M (2006) Evapotranspiración del cultivo. Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.

Almekinders CJ, Struik PC (1994) Photothermal response of sympodium development and flowering in potato (*Solanum tuberosum* L.) under controlled conditions. Neth J Agri Sci 42: 311

Álvarez S, Navarro A, Nicolás E, Sánchez-Blanco, J (2011) Transpiration, photosynthetic responses, tissue water relations and dry mass partitioning in Callistemon plants during drought conditions. Sci Hort 129: 306–312

Andreev I (2001) Functions of the vacuole in higher plants cells. Russian J Plant Physiol 48 (5): 777-787

Anjum S, Farooq M, Xie X, Liu X, Ijaz M (2012) Antioxidant defense system and proline accumulation enables hot pepper to perform better under drought. Sci Hort 140: 66–73

Anithakumari AM, Dolstra O, Vosman B, Visser RG, Van der Linden CG (2011) In vitro screening and QTL analysis for drought tolerance in diploid potato. *Euphytica* 181(3): 357-369

Arjenaki FG, Jabbari R, Morshedi A (2012) Evaluation of drought stress on relative water content, chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Intl J Agri Crop Sci* 4: 726-729

Arnell NW (2004) Climate change and global water resources: SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global Environ Chang* 14: 31-52

Arnold CY (1959) The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. *Proc Am Soc Hortic Sci* 74 (4): 3-7

Arvin MJ, Donnelly DJ (2008) Screening potato cultivars and wild species to abiotic stresses using an electrolyte leakage bioassay. *J Agric Sci and Tech* 10: 33-42.

Assmann S, Wang X (2001) From milliseconds to millions of years: guard cells and environmental responses. *Plant Biol* 4: 421-428

Astegiano ED, Favaro JC, Bouzo CA (2001) Estimación del área foliar en distintos cultivares de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) utilizando medidas foliares lineales. *Invest Agr Prod Prot Veg* 16 (2): 249-256

Atkin O, Macherel D (2009) The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Ann Bot* 103: 581-597

Ayala A, Muñoz MF, Argüelles S (2014) Lipid peroxidation: production, metabolism, and signaling mechanisms of malondialdehyde and 4-hydroxy-2-nonenal. *Oxidative medicine and cellular longevity* 2014: 1-32.

Azcon-Bieto J, Talón M (2008) Fundamentos de fisiología vegetal. Mc Graw Hill. 2a edición. Madrid. 651p.

Badr MA, Hussein SD, El-Tohamy WA, Gruda N (2010) Efficiency of subsurface drip irrigation for potato production under different dry stress conditions. *Gesunde pflanz* 62: 63-70.

Bajji M, Kinet J, Lutts S (2001) The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regul* 00: 1-10

Baker J, Steele C, Dure L (1988). Sequence and characterization of 6 *Leu* proteins and their genes from cotton. *Plant Mol Biol* 11: 277-291

Baker N (2008) Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annu Rev Plant Biol* 59: 89-113

Bao-Zhong Y, Nishiyama S, Kang Y (2003) Effects of different irrigation regimes on the growth and yield of drip-irrigated potato. *Agric Water Manage* 63: 153-167

- Bartels D, Ramanjulu S (2005) Drought and Salt tolerance in plants. *Plant Sci* 24: 23-58
- Barrios-Gómez EJ, López-Castañeda C (2009) Temperatura base y tasa de extensión foliar en frijol. *Agrociencia* 43(1): 29-35
- Basu P, Sharma A, Sukumaran N (1998) Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. *Photosynthetica* 35: 13-19
- Bates L, Walderen R, Teare I (1973) Rapid determination of free proline in water stress studies. *Plant Soil* 39: 205-208
- Bates, I. S., Waldren, r. p., Teare, I. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Short communication. *Plant and Soil*. 39(1): 205-207
- Bauwe H, Hagemann M, Fernie AR (2010) Photorespiration: players, partners and origin. *Trends Plant Sci* 15: 330-336
- Bayramov SM, Babayev HG, Khaligzade MN, Guliyev NM, Raines CA (2010) Effect of water stress on protein content of some Calvin Cycle enzymes in different wheat genotypes. *PNAS* 65: 106-111
- Berger B, Parent B, Tester M (2010) High-throughput shoot imaging to study drought responses. *J. Exp Bot* 61: 3519-3528
- Besse M, Knipfer T, Miller AJ, Verdeil JL, Jahn TP, Fricke W (2011) Developmental pattern of aquaporin expression in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *J Exp Bot* 62: 4127-4142
- Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV (2003) Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann Bot-London* 91: 179- 194
- Blum A (2009) Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crop Res* 112: 119-123
- Boaretto L, Carvalho G, Borgo L, Creste S, Landell M, Mazzafer P, Azevedo R (2014) Water stress reveals differential antioxidant responses of tolerant and non-tolerant sugarcane genotypes. *Plant Physiol Bioch* 74: 165-175
- Boussadia O, Bchir A, Steppe K, Van Labeke M C, Lemeur R, Braham (2013) Active and passive osmotic adjustment in olive tree leaves during drought stress. *European Scientific Journal* 9(24): 423-439.
- Bouzo CA, Küchen MG (2012) Effect of temperature on melon development rate. *Agron Res* 10(1-2): 283-294
- Brodribb TJ, McAdam SAM (2011) Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science* 331: 582-585

Boguszewska D, Grudkowska M, Zagdańska B (2010) Drought-responsive antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Res* 53(4): 373-382

Bonhomme, R. (2000). Bases and limits to using 'degree day' units. *Eur J Agron* 13 (1): 1-10

Bonilla N (2009) Evaluación y selección agronómica de cuarenta genotipos de papa (*Solanum tuberosum* L) para tolerancia a estrés hídrico en tres localidades de la provincia de Chimborazo. Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Tesis para otorgar el grado de Ingeniería. Ecuador.

Boral M, Milthorpe F (1962) Growth of the potato as influenced by temperature. *Indian J Plant Physiol*. 5: 53-72

Bouta T, Akhkha A, Al-Shoaibi A, Alhejeli AM (2010) Effect of water stress on growth and water use efficiency (WUE) of some wheat cultivars (*Triticum durum*) grown in Saudi Arabia. *J Taibah Univ Sci* 3: 39-48

Bradford M (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of micrograms quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal Biochem* 72: 248-25

Bray EA (1988) Drought- and ABA- induced changes in polypeptide and mRNA accumulation in tomato leaves. *Plant Physiol* 88: 1210- 1214

Bray EA (1993) Molecular responses to water deficit. *Plant Physiol* 103: 1035-1040

Bray EA (1997) Plant response to water deficit. *Trends Plant Sci* 2: 48-53

Brown CR (1993) Origin and history of potato. *Amer Pot J* 70 (5):363-375

Brunton N, Gormley T, Murray B (2007) Use of the alditol acetate derivatisation for the analysis of reducing sugars in potato tubers. *Food Chem* 104: 398-402

Buchanan B, Gruissem W, Jones R (2000) *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, ASPP- Wiley and sons. 1408 p

Cabello R, Monneveux P, De Mendiburu F, Bonierbale M (2013) Comparison of yield based drought tolerance indices in improved varieties, genetic stocks and landraces of potato (*Solanum tuberosum* L.) *Euphytica* 193:147–156

Canny M (2001) Contributions to the debate on water transport. *Am J Bot* 88: 43-46

Casierra- Posada F (2007) Fotoinhibición: Respuesta fisiológica de los vegetales al estrés por exceso de luz. *Rev Colomb Cienc Hortic* 1: 114-123.

Casierra-Posada F (2007) Fotoinhibición: respuesta fisiológica de los vegetales al estrés por exceso de luz. *SCCH* 1(1): 114-123

- Castro JA, Baquero LE, Narváez CE (2006) Catalasa, peroxidasa y polifenoloxidasa de pitahaya amarilla (*Acanthocereus pitajaya*). Rev Colomb Quim 35: 91-100
- Cazzonelli C (2011) Carotenoids in nature: insights from plants and beyond. Functional Plant Biology 38: 833–847
- Chaumont F, Tyerman SD (2014) Aquaporins: Highly Regulated Channels Controlling Plant Water Relations. Plant Physiol 164: 1600-1618
- Chen T, Murata N (2002) Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. Plant Biol 5: 250-257
- Claussen W (2005) Proline as a measure of stress in tomato plants. Plant Sci 168: 241–248
- Coleman W (2008). Evaluation of wild *Solanum* species for drought resistance *Solanum gandarillasii*. Environ and Exp Bot 62: 221-230
- Cosio C, Dunand C (2009) Specific functions of individual class III peroxidase genes. J Exp Bot 60: 391-408
- Coursol SL, Fan H, Le Stunff S, Spiegel S, Assmann S (2003) Sphingolipid signalling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins. Nature. 423, 651-654
- Craufurd PQ, Wheeler TR (2009) Climate change and the flowering time of annual crops. J Exp Bot 60 (9): 2529–2539
- Cruz de Carvalho MH (2008) Drought stress and reactive oxygen species: Production, scavenging and signaling. Plant Signal Behav 3: 156-165
- Cushman JC (2001) Osmoregulation in plants: implications for agriculture. Am Zool 41: 758-769
- Cvikrová M, Gemperlová L, Martínová O, Vanková R (2013) Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. Plant Physiol Bioch 73: 7-15
- Dalla Costa L, Vedove GD, Gianquinto G, Giovanardi R, Peressotti A (1997) Yield, water use efficiency and nitrogen uptake in potato: influence of drought stress. Potato Res 40: 19-34
- DANE (2011) Resultados encuesta nacional agropecuaria. Departamento Administrativo de Estadística, Bogotá.
- Danquah A, Zelicourt A, Colcombet J, Hirt H. (2014). The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. Biotech adv 32(1): 40-52
- Darwish TM, Atallah TW, Hajhasan S, Haidar A (2006). Nitrogen and water use efficiency of fertirrigated processing potato. Agri Water Manage 85: 95-104

Daszkowska-Golec A, Szarejko I (2013) The molecular basis of ABA-mediated plant response to drought. INTECH Open Access Publisher. <http://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-plant-responses-and-applications-in-agriculture/the-molecular-basis-of-aba-mediated-plant-response-to-drought>. Consulta Diciembre de 2015.

Deblonde PM, Ledent JF (2001) Effects of moderate drought conditions on green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield of potato cultivars. Eur J Agron 14: 31-41

Deeba F, Pandey AK, Ranjan S, Mishra A, Singh R, Sharma YK, Shirke PA, Pandey V (2012) Physiological and proteomic responses of cotton (*Gossypium herbaceum* L.) to drought stress. Plant Physiol Bioch 53: 6-18

Demidchik V, Straltsova D, Medvedev SS, Pozhvanov GA, Sokolik A, Yurin V (2014) Stress-induced electrolyte leakage: the role of K<sup>+</sup>-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. J Exp Bot 65(5): 1259-1270

Desclaux D, Roumet P (1996) Impact of drought stress on the phenology of two soybean (*Glycine max* L. Merr) cultivars. Field Crop Res 46: 61-70

Díaz-López L, Gimeno V, Simón I, Martínez V, Rodríguez-Ortega V, García-Sánchez F (2012) *Jatropha curcas* seedlings show a water conservation strategy under drought conditions based on decreasing leaf growth and stomatal conductance. Agri Water Manage 105: 48-56

Donato SLR, Pereira CS, Barros Z, Siqueira DL, Salomão LCC (2007) Respostas de combinações de variedades copa e porta-enxerto de citros à deficiência hídrica. Pesq Agropec Bras 42:1507-1510

Dore MH (2005) Climate change and changes in global precipitation patterns: what do we know?. Environ Intern 31(8): 1167-1181.

Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Rebers PA, Smith F (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal Chem 28:350-356

Dueñas GY (2007) Estudio de la actividad de algunas enzimas relacionadas con la maduración y la senescencia de la pitaya amarilla (*Acanthoceteus pitajaya*). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Bogotá. 125p.

Dwelle RB (1985) Photosynthesis and photoassimilate partitioning. pp. 35-58. In: Li, H. P. (Ed), Potato Physiology. Academic Press, INC. Orlando, Florida.

Dwelle RB (1990) Source/sink relationships during tuber growth. Am J Potato Res 67: 829-833

Dwelle RB, Hurley PJ, Pavek JJ (1983) Photosynthesis and stomatal conductance of potato clones (*Solanum tuberosum* L.): Comparative differences in diurnal patterns, response to light levels, and assimilation through upper and lower leaf surfaces. Plant Physiol 72: 172-176

Dwelle RB, Kleinkopf GE, Pavek JJ (1981) Stomatal conductance and gross photosynthesis of potato (*Solanum tuberosum* L.) as influenced by irradiance, temperature, and growth stage. *Potato Res* 24(1): 49-59

Eckardt N (2009). A new chlorophyll degradation pathway. *The plant cell*. 21, 1-2

Elsheery N, Cao K F (2008) Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiol Plant* 30: 769-777

Erwin JE, Heins RD (1995) Thermomorphogenic responses in stem and leaf Development. *Hort Science* 30: 940-949

Erwin JE, Pierson G (1992) Interaction between diurnal temperature fluctuations and gibberellins on *Lycopersicon* stem elongation and chlorophyll content. *Hort Science* 27: 657-663

Espinal CF, Martínez HJ, Pinzón N, Barrios CA (2005) La cadena de la papa en Colombia - una mirada global de su estructura y dinámica 1991-2005. Documento de Trabajo No. 54. Observatorio Agrocadenas Colombia, Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá.

Estrada RNE (2000) "La biodiversidad en el mejoramiento genético de la papa" En: Colombia ed: IMPRESO EN BOLIVIA ISBN: 8489891680 v. 1000 *pages*. 372.

Ewing E (1981) Heat stress and the tuberization stimulus. *Am Potato J* 58: 31-49

Ewing E, Struik P (1992) Tuber formation in potato: Induction, initiation and growth. *Hortic Rev* 14: 89-198

Fabeiro C, Martín de Santa Olalla F, De Juan JA (2001) Yield and size of deficit irrigated potatoes. *Agric Water Manage* 48(3): 255-266

Fani E (2012) Changes chlorophyll a in response to drought stress in alfalfa (vs. Nick Urban) in climatic conditions of the South West Iran. *Adv Stud Biol* 4: 545-550

FAOSTAT (2014) Production 2012. Food and Agriculture Organization, Roma. Web site at <http://www.fao.org> consultado el 20 de enero de 2014

Farhad MS, Babak AM, Reza ZM, Hassan RSM, Afshin T (2011) Response of proline, soluble sugars, photosynthetic pigments and antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.) to different irrigation regimes in greenhouse condition. *AJCS* 5 (1):55-60

Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA (2009) Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In *Sustainable Agriculture* (pp. 153-188). Springer Netherlands.

FEDEPAPA (2004) Guía ambiental para el cultivo de la papa. [http://www.siame.gov.co/siame/documentos/Guias\\_Ambientales/Gu%C3%ADas%20Res](http://www.siame.gov.co/siame/documentos/Guias_Ambientales/Gu%C3%ADas%20Res)

[oluci%C3%B3n%201023%20del%2028%20de%20julio%20de%202005/AGRICOLA%20Y%20PECUARIO/Guia%20Ambiental%20para%20el%20cultivo%20de%20la%20papa.pdf](http://oluci%C3%B3n%201023%20del%2028%20de%20julio%20de%202005/AGRICOLA%20Y%20PECUARIO/Guia%20Ambiental%20para%20el%20cultivo%20de%20la%20papa.pdf). Consultation: September 2014.

Fleisher DH, Shillito RM, Timlin DJ, Kim SH, Reddy V (2008) Approaches to modeling potato leaf appearance rate. *Agron J* 98(3): 522-528

Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey TD (2004) Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C<sub>3</sub> plants. *Plant Biol* 6: 269–279

Flexas J, Medrano H (2002) Drought-inhibition of Photosynthesis in C<sub>3</sub> Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. *Ann Bot* 89: 183-189

Flexas M, Bota J, Cifre J, Escalona MJ, Galmés J, Gulías J, Lefi El-Kadri, Martínez-Cañellas SF, Moreno MT, Ribas-Carbó M, Riera D, Sampol B, Foley M, Fennimore SA (1998) Genetic basis for seed dormancy. *Seed Sci Res* 8: 173-182

Flexas J, Bota J, Cifre J, Escalona JM, Galmes J, Gulias J, Lefi EK, Martinez-Canellas SF, Moreno MT, Ribas-Carbo M, Riera D, Sampol B, Medrano H, (2004) Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Ann App Biol* 144: 273–283

Flores-López R, Sánchez-del Castillo F, Rodríguez-Pérez JE, Mora-Aguilar R, Colinas-León MT, Lozoya-Saldaña H (2009) Influencia de la radiación solar en la producción de semilla-tubérculo de papa bajo cultivo sin suelo. *Rev Chapingo Ser Hortic* 15(1): 25-30

Gabriel J, Veramendi S, Angulo A, Magne J (2013) Response of potato varieties improved (*Solanum tuberosum* L.) to water stress by drought. *J Selv Biosphere* 4 (1): 25-36

Gallé Á, Csiszár J, Benyó D, Laskay G, Leviczky T, Erdei L, Tari I (2013) Isohydric and anisohydric strategies of wheat genotypes under osmotic stress: biosynthesis and function of ABA in stress responses. *J Plant Physiol* 170(16): 1389-1399

Galau GA, Hughes DW, Dure L (1986) Absciscic acid induction of cloned cotton late embryogenesis abundant (*lea*) mRNAs. *Plant Mol Biol.* 7, 155-170

Ganchanja SP, Gurnah AM (1980) Prunning and trelling purple pasion fruit.1. Yields and seasonal trend. *J. Hortic. Sci* 5: 345-349

Ganji F, Jabbari R, Morshedi A (2012) Evaluation of drought stress on relative water content, chlorophyll content and mineral elements of wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Intl J Agri Crop Sci* 4: 726-729

Garg AK, Kim JK, Owens TG, Ranwala AP, Do Choi Y, Kochian LV Wu RJ (2002) Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 15898-15903

Germ M, Kreft I, Stibilj V, Urbanc-Bericic O (2007) Combined effects of selenium and drought on photosynthesis and mitochondrial respiration in potato. *Plant Physiol Bioch* 45: 162-167



Ghobadi M, Taherabadi S, Ghobadi ME, Mohammadi GR, Jalali-Honarmand S (2013) Antioxidant capacity, photosynthetic characteristics and water relations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in response to drought stress. *Ind Crop Prod* 50: 29-38

Goeser NJ, Mitchell PD, Esker D, Curwen G, Bussan AJ (2012) Modeling Long-Term Trends in Russet Burbank Potato Growth and Development in Wisconsin. *Agron* 2(1): 14-27

Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S. y Zhang, C. 2005. Silicon Alleviates Oxidative Damage of Wheat Plants in Pots under Drought. *Plant Sci.* 169, 313–321

González S, Perales H, Salcedo MO (2008) La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Rev Educ Bioquímica* 27(4): 119-129

Graca JP Da, Rodrigues FA, Farias JRB, Oliveira MCN de, Hoffmann-Campo CB, Zingaretti SM (2010) Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. *Braz J Plant Physiol* 22: 189-197

Gunes A, Inal A, Bagci EG (2009) Recovery of Bean Plants from Boron-Induced Oxidative Damage by Zinc Supply. *Russian J Plant Physiol* 56(4): 503–509

Hancock R, Morris W, Ducreux L, Morris J, Usman M, Verrall S, Fuller J, Simpson C, Zhang R, Hedley P, Tayloryy M (2014) Physiological, biochemical and molecular responses of the potato (*Solanum tuberosum* L.) plant to moderately elevated temperature. *Plant Cell Environ* 37: 439-450

Hanson DA (1982) Metabolic responses in Mesophytes to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant. Physiol* 33: 163-203

Hasegawa PM, Bressan RA, Zhu JK, Bohnert HJ (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Ann Rev plant Biol* 51 (1): 463-499

Havaux M, Niyogi K (1999) The violaxanthin cycle protects plants from photooxidative damage by more than one mechanism. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96: 8762–8767

Haverkort AJ, Van de Waart M, Bodlaeader KBA (1990) The effect of early drought stress on numbers of tubers and stolons of potato in controlled and field conditions. *Potato Res* 33: 89–96

Hassanpanah D (2010) Evaluation of potato cultivars for resistance against water deficit stress under in vivo conditions. *Potato Res* 53(4): 383-392

Heinen RB, Chaumont F (2009) Role of aquaporins in leaf physiology. *J Exp Bot* 60: 2971-2985

Herbinger K, Tausz M, Wonisch A, Soja G, Sorger A, Grill D (2002) Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defense systems of two wheat cultivars. *Plant Physiol Biochem* 40: 691–696

Hijmans RJ, Spooner DM. (2001) Geographic distribution of wild potato species. *Am J Bot* 88: 2101–2112

Hitzand S, Smith J (2004) Estimating global impacts from climate change. *Global Environ change* 14(3): 201-218

Hmida-Sayari A, Gargouri-Bouزيد R, Bidani A, Jaoua L, Savouré A, Jaoua S (2005) Overexpression of  $\Delta$ -pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers salt tolerance in transgenic potato plants. *Plant Sci* 169: 746-752

Homayoun H, Sam M, Mehrabi P (2011) Effect of Drought Stress on Leaf Chlorophyll in Corn Cultivars (*Zea mays*). *Middle-East Journal of Scientific Research* 9 (3): 418-420.

Hong-Bo Sh, Li-Ye Ch, Chang-xing Z, Qing-jie G, Xian-an L, Jean-Marcel R (2006) Plant Gene Regulatory Network System Under Abiotic Stress. *Acta Biol Szeged* 50(1-2):1-9  
Hong-Bo Shao, Li-Ye Chu, Chang-xing Zhao, Qing-jie Guo, Xian-an Liu, Jean-Marcel Ribaut (2006) Plant Gene Regulatory Network System Under Abiotic Stress. *Act Biol Szegediensis* 50(1-2): 1-9

Hong-Bo Shao, Li-Ye Chu, Cheruth A, Chang-Xing Zhao (2008) Plant biology and pathology *Biologie et pathologie végétale* Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Biologies* 331: 215-225

Hong-Bo Shao, Qing-Jie Guoc, Li-Ye Chuc, Xi-Ning Zhao, Zhong-Liang Su, Ya-Chen Hu, Jiang-Feng Cheng (2007) Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Biointerfaces* 54: 37-45

Hong-Bo Shao, Li-Ye Chu, Zhao-Hua Lu, Cong-Min Kang (2008) Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells. *Int J Biol Sc*: 4-14

Hossain A, Teixeira da Silva JA, Lozovskaya MV, Zvolinsky VP (2012) The effect of high temperature stress on the phenology, growth and yield of five wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Asian Austral J Plant Sci Biotech* 6: 14-23

Hoyos García D, Morales Osorio JG, Chavarría Ardila H, Montoya Ríos AP, Correa Londoño G, Jaramillo Villegas SDC (2012) Acumulación de grados-día en un cultivo de pepino (*Cucumis sativus* L.) en un modelo de producción aeropónico. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 65(1): 6389-6398

Hu YC, Shao HB, Chu LY, Gang W (2006) Relationship between water use efficiency (WUE) and production of different wheat genotypes at soil water deficit. *Colloid Surface B* 53: 271-277

Hu L, Wang Z, Huang B (2010) Diffusion limitations and metabolic factors associated with inhibition and recovery of photosynthesis from drought stress in a C3 perennial grass species. *Physiol Plant* 139: 93–106.

Hugh H, León J, Sumar K, Vietmeyer N, Daffon M (1989) Lost of the Incas. National Academy press. Washington D. C. P 287- 295

Huseynova I, Suleymanov S Y, Aliyev J A (2007) Structural–functional state of thylakoid membranes of wheat genotypes under water stress. Bioch Biophy Acta 1767: 869-875.

Hussain SS, Iqbal MT, Arif MA, Amjad M (2011) Beyond Osmolytes and Transcription Factors: Drought Tolerance in Plants *via* Protective Proteins and Aquaporins. Biol Plant 55(3): 401-413

IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales) (2001) El Tiempo en Bogotá / El dorado. [http://www.tutiempo.net/clima/Bogota\\_Eldorado/2013/802220.htm](http://www.tutiempo.net/clima/Bogota_Eldorado/2013/802220.htm). Consulta: September 2014.

Ierna A, Mauromicale G (2006) Physiological and growth response to moderate water deficit of off-season potatoes in a Mediterranean environment. Agr Water Manage 82: 193-209

Imaizumi T, Kay S (2006) Photoperiodic control of flowering: not only by coincidence. Trends Plant Sci 11(11): 550-558

Iman-Barber N, Smith D (2005) Water relations in sugarcane and response to water deficits. Field Crops Res 92(2-3): 185-202

Ingram J, Bartels D (1996) The molecular basis of dehydration tolerance in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 47: 377- 403

Ismail, M. R., Davies, W. J., & Awad, M. H. (2002). Leaf growth and stomatal sensitivity to ABA in droughted pepper plants. Sci Hort 96(1), 313-327

Kikuchi A, Huynh HD, Endo T, Watanabe K (2015). Review of recent transgenic studies on abiotic stress tolerance and future molecular breeding in potato. Breedg Sci 65(1): 85-102

Lujan L (1991) Morfología, estructura y morfología de la planta de papa. Papa 2: 23-29

Javot H, Maurel C (2002) The role of aquaporins in root water uptake. Ann Bot 90: 301-313

Javot H, Lauvergeat V, Santoni V, Martin F, Güçlü J, Vinh J, Heyes J, Franck K, Schäffner A, Bouchez D (2003) Role of a single aquaporin isoform in root water uptake. Plant Cell 15: 509-522

Jefferies RA, MacKerron DKL (1989) Radiation interception and growth of irrigated and droughed potato (*Solanum tuberosum*). Field Crops Res 22: 101-112

Jefferies RA (1993) Responses of potato genotypes to drought. I. Expansion of individual leaves and osmotic adjustment. Ann Appl Biol 122: 93-104.

Jefferies RA, MacKerron DKL (1987) Aspects of the physiological basis of cultivar differences in yield of potato under droughted and irrigated conditions. *Potato Res* 30: 201-217

Jensen CR, Battilani A, Plauborg F, Psarras G, Chartzoulakis K, Janowiak F, Stikic R, Jovanovic Z, Li G, Qi X, Liu F, Jacobsen E, Andersen M (2010). Deficit irrigation based on drought tolerance and root signalling in potatoes and tomatoes. *Agri Water Manage* 98(3): 403-413

Jones R, Ougham H, Thomas H, Waaland S (2013) *The molecular life of plants*, 1st Edn. John Wiley & Sons, United Kingdom.

Juskiw PE, Jame Y, Kryzanowski L (2001) Phenological development of spring barley in a short-season growing area. *Agron J* 93: 370-379

Kao WY, Forseth IN (1992) Responses of gas exchange and phototropic leaf orientation in soybean to soil water availability, leaf water potential, air temperature, and photosynthetic photon flux. *Environ Exp Bot* 32: 153-161

Karafyllidis DI, Stavropoulos N, Georgakis D (1996) The effect of water stress on the yielding capacity of potato crops and subsequent performance of seed tubers. *Potato Res* 39: 153-163

Kawakami J, Iwama K, Jitsuyama Y (2006). Soil water stress and the growth and yield of potato plants grown from microtubers and conventional seed tubers. *Field Crops Res* 95(1): 89-96

Khan N, Naqvi FN (2014) Alterations in reducing sugar in *Triticum aestivum* under irrigated and non-irrigated condition. *African J Biotech* 11(21): 4849-4852

Khanna-Chopra R, Selote DS (2007) Acclimation to drought stress generates oxidative stress tolerance in drought-resistant than-susceptible wheat cultivar under field conditions. *Environ Exp Bot* 60: 276-283.

Kholová J, Sairam R, Meena RC, Srivastava GC (2009) Response of maize genotypes to salinity stress in relation to osmolytes and metal-ions contents, oxidative stress and antioxidant enzymes activity. *Biol Plant* 53 (2): 249-256

Kinmonth-Schultz H, Kim SH (2011) Carbon gain, allocation and storage in rhizomes in response to elevated atmospheric carbon dioxide and nutrient supply in a perennial C<sub>3</sub> grass, *Phalaris arundinacea*. *Funct Plant Biol* 38: 797-807

Kim HS, Lee JH, Kim JJ, Kim CH, Jun SS, Hong YN (2005) Molecular and functional characterization of CaLEA6, the gene for a hydrophobic LEA protein from *Capsicum annuum*. *Gene* 344: 115-123.

King B, Stark J, Love S (2003) Potato production with limited water supplies. *Idaho Potato Conference on University of Idaho Extension*  
<http://www.cals.uidaho.edu/potatoes/Research%26Extension/Author/Love,Steve/Love-PotatoProductionWithLimitedWaterSupplies-03.pdf> Consulta: Junio 2014.

Kireyko A, Veselova I, Shekhovtsova T (2006) Mechanisms of peroxidase oxidation of o-dianisidine, 3,3', 5,5'-tetramethylbenzidine and o-phnylenediamine in the presence of sodium dodecyl sulfate. Russian J Bioorg Chem 32: 71-77

Knipp G, Honermeier B (2006) Effect of water stress on proline accumulation of genetically modified potatoes (*Solanum tuberosum* L.) generating fructans. J Plant Physiol 163: 392-397

Kooman PL, Haverkort AJ (1995) Modelling development and growth of the potato crop influenced by temperature and daylength: LINTUL-POTATO. In Potato ecology and modelling of crops under conditions limiting growth. Springer Netherlands. Wageningen. 41-59.

Körner C, Basler D (2010) Phenology under global warming. Science 327: 1461-1462

Kramer JP (1983) Water relations in plants. USA. Accademic Press INC. CA.L. leaf discs. Planta. 195: 570-577

Ku SB, Edwards G, Tanner C (1977) Effects of light, carbon dioxide, and temperature on photosynthesis, oxygen inhibition of photosynthesis, and transpiration in *S. tuberosum*. Plant Physiol 59: 868-872

Kuiper H, Kleter GA, Noteborn H, KokE (2001) Assessment of the food safety issues related to genetically modified foods. Plant J 27(6): 503-528

Kulkarni M, Phalke S (2009) Evaluating variability of root size system and its constitutive traits in hot pepper (*Capsicum annum* L.) under water stress. Sci Hortic- Amsterdam 120: 159-166

Kuppinger L, Auber J, Farfan E, Khan MA, Bonierbale M y Asch F (2014). Effects of drought stress on crop development, growth and chlorophyll fluorescence in five potato clones. Bridging the gap between increasing knowledge and decreasing resources. [https://www.researchgate.net/publication/267506228\\_Effect\\_of\\_Drought\\_Stress\\_on\\_Crop\\_Development\\_Growth\\_and\\_Chlorophyll\\_Fluorescence\\_in\\_Five\\_Potato\\_Clon es](https://www.researchgate.net/publication/267506228_Effect_of_Drought_Stress_on_Crop_Development_Growth_and_Chlorophyll_Fluorescence_in_Five_Potato_Clon es) Consultation: December 2015.

Kyparissis A, Petropoulun Y, Manetas Y (1995). Summer survival of leaves in a soft - leaved shrub (*Phlomis fruticosa* L., Labiatae) under Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents. J. Exp. Bot., 46: 1825 – 1831

Lafta AM, Lorenzen J (1995) Effect of high temperature on plant growth and carbohydrate metabolism in potato. Plant Physiol 109: 637-643

Lahlou O, Ouattar S, Ledent J (2003) The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. Agronomie 23: 257-268

Laloi C, Apel K, Danon A (2004) Reactive oxygen signalling: the latest news. Curr Opin Plant Biol 7: 323-328

Larcher W (2003) Physiological Plant Ecology. 4th ed., Springer Verlag. 513 p.

Larcher, W. 2003. Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and stress Physiology of Functional Groups. Springer. Alemania. 513p.

Lawlor DW, Cornic G (2002) Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ* 25: 275-294.

Leidi O, Pardo J (2002) Tolerancia de los cultivos a estrés salino; que hay de nuevo. *Revista de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Agrarias, Secretaría de Investigaciones, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, N° II.* <http://www.fcagr.unr.edu.ar/Investigacion/revista/rev2/5.htm>, consultado el 10 de octubre de 2009.

Leone A, Costa A, Tucci M, Crillo S (1994) Comparative Analysis of Short- and long-Term Changes in Gene Expression Caused by low Water Potential in Potato (*Solanum tuberosum*) Cell-Suspension Cultures. *Plant Physiol* 106: 703-712

Levitt J (1980) Responses of plants to environmental stresses. Ed. Academic Press. 479 p.

Levy D, VeilleuxR (2007) Adaptation of Potato to High Temperatures and Salinity A Review. *Am J Potato Res* 84: 487-506

Li R, Guo P, Baum M, Grando S, Ceccarelli S (2006) Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in Barley. *Agr Sci China* 5: 751-757

Lichtenthaler H (1987) Chlorophylls and Carotenoids: pigments of pthotosynthetic biomembranes. In: *Methods in Enzymology*. Academic Press, Inc. 148, 350-382

Lilley JM, Fukai S (1994) Effect of timing and severity of water deficit on four diverse rice cultivars III. Phenological development, crop growth and grain yield. *Field Crop Res* 37(3): 225-234

Liu F, Jensen C, Shahanzari A, Andersen M (2005) Sven-Erik Jacobsen. "ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying" *Plant Science* 168.3: 831-836

Liu Ch, Liu Y, Guo K, Fan D, Li D, Zhenga Y, Yu I, Yang R (2011) Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environ Exp Bot* 71: 174-183

Liu F, Shahnazari A, Andersen MN, Jacobsen SE, Jensen CR (2006) Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato. *Sci Hortic-Amsterdam* 109: 113-117

Liu F, Song R, Zhang X, Shahnazari A, Andersen MN, Plauborg F, Jensen CR (2008). Measurement and modelling of ABA signalling in potato (*Solanum tuberosum* L.) during partial root-zone drying. *Environ Exp Bot* 63(1): 385-391

Da silva A KS, Oliveira NCF, Santos FBG, Lobo DRC, Rodriguez CFJ, Borges NHK, Santos LMJ (2008) Physiological and biochemical behavior in soybean (*Glycine max* cv. Sambaiba) plants under water déficit. Aust J Crop Sci 2(1):25-32

Lujan L (1991) Morfología, estructura y morfología de la planta de papa. Papa 2: 23-29

Lujan L (1994) La ecología de la papa. Revista Papa No. 12. Federación Colombiana de Productores de Papa. Bogotá, D.C. 36 p.

Macková J, Vasková M, Macek P, Hronková M, Schreiber L, Santrucek J (2013) Plant response to drought stress simulated by ABA application: Changes in chemical composition of cuticular waxes. Environ Exp Bot 86: 70-75

McKersie BD, Hoekstra FA, Krieg LC (1990) Differences in the susceptibility of plant membrane lipids to peroxidation. Bioch Biophys Act - Biomembranes 1030(1): 119-126

Madhava Rao KV, Raghavendra AS, Janardhan Reddy K (eds) (2006) Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants, 1st Edn. Springer, Netherlands

Mall RK, Gupta A, Singh R, Singh RS, Rathore LS (2006) Water resources and climate change: An indian perspective. Curr Sci India 90: 1610- 1626

Martre P, Morillón R, Barrieu F, North G, Nobel P, Chrispeels M (2002) Plasma Membrane Aquaporins Play A Significant Role During Recovery From Water Deficit. Plant physiol 130: 2101-2110

Martínez CA, Moreno U (1992) Expresiones fisiologicas de resistencia a la sequia en dos variedades de papa sometidas a estres hidrico en condiciones de campo. Bras Fisiol Veg 4: 33-38

Masoumi A, Kafi M, Khazaei H, Davari K (2010) Effect of drought stress on water status, electrolyte leakage and enzymatic antioxidants of kochia (*Kochia scoparia*) under saline condition. Pak J Bot 42: 3517-3524.

Maxwell K, Johnson GN (2000) Chlorophyll fluorescence. A practical guide. J Exp Bot 51: 659-668.

Mazurczyk W, Lutomirska B, Wierzbicka A (2003) Relation between air temperature and length of vegetation period of potato crops. Agric For Meteorol 118: 169-172

McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Yezzer EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. New Phytol 178(4): 719-739

Medeiros DB, Da Silva EC, Bentzen HR, Pacheco CM, Musser R, Nogueira RJ (2012) Physiological and biochemical responses to drought stress in Barbados cherry. Braz J Plant Physiol 24: 181-192



Medrano H (2004) Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future. Prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Ann Appl Biol* 144: 273-283

Meier U (2001) Estadios de las plantas mono y dicotiledóneas. 2ª ed. Centro Federal de Investigaciones Biológicas para Agricultura y Silvicultura, Alemania. 149 p

Menzel CM (1985) The control of storage organ formation in potato and other species. *Fields Crops*. 38: 527-537

Menzel CM (1985) Tuberization in potato at high temperatures: Interaction between temperature and irradiance. *Ann Bot (London)* 55: 35-39

Miller GL (1959) Use of the Dinitrosalicylic Acid Reagent for determination of reducing sugar. *Anal Chem* 31(3): March. 426-428.

MINISTERIO DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL (2009) Agenda de Investigación de Cadenas Productivas. Dirección de Desarrollo Tecnológico y Protección Sanitaria -Proyecto Transición de la Agricultura. <http://www.agronet.gov.co/agronetweb/>, consultado el 5 de enero de 2014

Mitra J (2001) Genetics and improvement of drought resistance in crop plants. *Current Sci* 80: 758-762

Mittler R (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci* 7: 405-410

Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K (2005) Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environ Exp Bot* 53(2): 205-214

Mohammadkhani N, Heidari R (2008) Drought-induced accumulation of soluble sugars and proline in two maize varieties. *World Appl Sci J* 3(3): 448-453

Monneveux P, Ramírez DA, Pino MT (2013) Drought tolerance in potato (*S. tuberosum* L.): Can we learn from drought tolerance research in cereals?. *Plant Sci* 205: 76-86

Mortensen A, Skibsted LH (1997) Importance of carotenoid structure in radical scavenging reactions. *J. Agric. Food. Chem* 45:2970–2977.

Molz F, Boyer S (1978) Growth-induced Water Potentials in Plant Cells and Tissues". *Plant Physiol* 62: 423-429

Morales CG, Pino MT, Pozo A (2013) Phenological and physiological responses to drought stress and subsequent rehydration cycles in two raspberry cultivars. *Sci Hort* 162: 234-241

Morales-Fernández SD, Mora-Aguilar R, Rodríguez-Pérez JE, Salinas-Moreno Y, Colinas-León M, Lozoya-Saldaña H (2011) Desarrollo y rendimiento de papa en respuesta a la siembra de semilla-tubérculo inmadura. *Rev Chapingo Hort* 17(1): 67-75



Moreno L, Crespo S, Pérez W, Melgarejo L (2010) Pruebas bioquímicas como herramientas para estudios en fisiología vegetal. En Melgarejo, L. Experimentos en fisiología vegetal. Capítulo X, 187-248. ISBN: 978-958-719-668-9. Universidad Nacional de Colombia

Moreno, LP (2009) Respuesta de las plantas a estres por deficit hidrico. Una revision. Rev Agron Colombiana 27(2): 179-191

Moreno-Fonseca LP, Covarrubias A (2001) Downstream DNA sequences are required to modulate *Pvlea-18* gene expression in response to dehydration. Plant Mol Biol 45: 501-515

Munné-Bosch S, Falara V, Pateraki I, López-Carbonell M, Cela J, Kanellis AK (2009) Physiological and molecular responses of the isoprenoid biosynthetic pathway in a drought-resistant Mediterranean shrub, *Cistus creticus* exposed to water deficit. J Plant Physiol 166(2): 136-145.

Munns R (2002) Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell Environ 25: 239-250

Muthoni J, Shimelis H, Melis R, Kabira J (2012) Reproductive biology and early generation's selection in conventional potato breeding. Agron J Crop Sci 6(3): 488-497

Nakashima, K., Yamaguchi-Shinozaki, K., & Shinozaki, K. (2014). The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. Front Plant Sci 5:1-7

Nakasone HY, Paull RE (1998) Tropical fruit. CAB International. Wallingford. P 273-289

Navari-Izzoand F, Rascio N (1999) Plant response to water-deficit conditions. In: Pessarakli M (ed) Handbook of plant and crop stress, 2nd Edn. Marcel Dekker, Inc., New York, pp 231-270

Nayyar H (2003) Accumulation of osmolytes and osmotic adjustment in waterstressed wheat (*Triticum aestivum*) and maize (*Zea mays*) as affected by calcium and its antagonists. Environ Exp Bot 50: 253- 264

Nelson N (1944) A photometric adaptation of Somogyi method for the determination of glucose. J Biol Chem 153: 257-262

Nilsen ET, Orcutt D (1996) Physiology of plants under stress. Abiotic factors. John Wiley and Sons, New York, NY.689p.

Noctor G, Mhamdi A, Foyer C (2014) The Roles of Reactive Oxygen Metabolism in Drought: Not So Cut and Dried. Plant Physiol 164: 1636-1648

Nonami H, Boyer S (1990) Primary events regulating stem growth at low water potentials. Plant Physiol 94: 1601-1609

.

Ñústez CE (2011) Variedades colombianas de papa. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia. ISBN 978-958-761-100-7

Ñústez CE, Santos M, Segura M (2009) Acumulación y distribución de material seco de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en Zipaquirá, Cundinamarca (Colombia). Rev Fac Nal Agr Medellín 62: 4823-4834

Ñústez CE (2011) Variedades colombianas de papa. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. <http://www.papaunc.com/catalogo.shtml>  
Consultation: September 2014

Oki, T y S. Kanae. 2006. Global hydrological cycles and world resources. Science 313, 1068-1072

Onder S, Caliskan ME, Onder D, Caliskan S (2005) Different irrigation methods and water stress effects on potato yield and yield components. Agric Water Manage 73(1): 73-86

Organización de Naciones Unidas (2014) Documento Programa 21: capítulo 12. Ordenación de los ecosistemas frágiles: lucha contra la desertificación y la sequía

Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran LSP (2014) Response of plants to water stress. Front Plant Sci 5: 1-8.

Palmer WC (1965) Meteorological Drought Research paper No. 45, U.S. Department of Commerce Weather Bureau, Washington, D.C

Pandey H, Baig MG, Chandra A, Bhatt RK (2010) Drought stress induced changes in lipid peroxidation and antioxidant system in genus *Avena*. J Environ Biol 31: 435-440

Pandey S, Assmann S (2004) The *Arabidopsis* putative G protein-coupled receptor GCRI interacts with the G protein  $\alpha$  subunit GPA1 and regulates abscisic acid signalling. Plant Cell 16: 1616-1632

Pantin F, Monnet F, Jannaud D, Costa JM, Renaud J, Muller B, Simonneau T, Genty B (2013) The dual effect of abscisic acid on stomata. New Phytol 197: 65-72

Parent B, Hachez C, Redondo E, Simonneau T, Chaumont F, Tardieu F (2014) Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: A trans-scale approach. Plant Physiol 149: 2000-2012

Parry MAJ, Andralojc PJ, Khan S, Lea PJ, Keys AJ (2002) Rubisco activity: Effects of drought stress. Ann Bot- London 89: 833-839

Parry MAJ, Keys AJ, Gutteridge S (1989) Variation in the specificity factor of C3 higher plant rubiscos determined by the total consumption of ribulose-P2. J Exp Bot 40: 317-320

Peña-Olmos FE, Casierra-Posada F (2013) Fluorescencia de la Clorofila en Plantas de Uva (*Vitis vinifera* L. cv. Chardonnay) Defoliadas Parcialmente. Rev Fac Nal Agr Medellín 66(1): 6881-6889

- Pierantozzi P, Torres M, Bodoira R, Maestri D (2013) Water relations, biochemical-physiological and yield responses of olive trees (*Olea europaea* L. cvs. Arbequina and Manzanilla) under drought stress during the pre-flowering and flowering period. *Agr Water Manage* 125: 13-25
- Pimentel C (1999) Water relations in two hybrids of corn under two cycles of water stress. *Pesq. Agropec Bras* 34: 2021-2027.
- Popova AM, Panayotov N, Kouzmova K (2010) Evaluation of the Development of Cape Gooseberry (*Physalis Peruviana* L.) Plants under the Environmental Conditions of South Bulgaria. *Ohrid Republic Macedonia* 25: 1-10
- Porter GA, Opena GB, Bradbury WB, McBurnie JC, Sisson JA (1999) Soil management and supplemental irrigation effects on potato: I. Soil properties, tuber yield, and quality. *Agron J* 91: 416-425
- Prange RK, McRae KB, Midmore DJ, Deng R (1990) Reduction in potato growth at high temperature: role of photosynthesis and dark respiration. *Am Pot J* 67(6), 357-369
- Praxedes SC, DaMatta FM, Loureiro ME, Ferrao MA, Cordeiro AT (2006) Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. kouillou) leaves. *Environ Exp Bot* 56(3): 263-273
- R Development core team (2012) A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Viena- Austria, URL <http://www.Rproject.org>. Consultation: January 2012.
- Rai V (2002) Role of amino acids in plants responses to stresses. *Biol Plant* 45(4): 481-487
- Ramachandra A, Viswanatha K, Vivekanandan M (2004) Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol* 161: 1189-1202
- Ramakrishna A, Aswathanarayana G (2011) Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signal Behavior* 6:11 1720-1731
- Ramírez D, Yactayo W, Gutiérrez R, Mares V, Mendiburu F, Posadas A, Quiroz R (2014). Chlorophyll concentration in leaves is an indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. *Sci Hort* 168: 202-209
- Reddy A, Chaitanya KV, Vivekanandan M (2004) Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol* 161: 1189 - 1202
- Reigosa M, Nuria P, Sánchez A (2003) *Ecofisiología vegetal: Una Ciencia de síntesis*. Thompson. Australia. 1993p
- Rensink W, Liu AHJ, Ouyang S, Zismann V, Buell CR (2005) Analyzing the potato abiotic stress transcriptome using expressed sequence tags. *Genome* 48: 598-605

Ribas-Carbo M, Taylor N, Giles L, Busquets S, Finnegan P, Day D, Lambers H, Medrano H, Berry J, Flexas J (2005) Effects of Water Stress on Respiration in Soybean Leaves. *Plant Physiol* 139: 466-473

Riera M, Valon C, Fenzi F, Giraudat G, Leung J (2005) The genetics of adaptive responses to drought stress: abscisic acid-dependent and abscisic acid-independent signalling components. *Physiol Plant* 123: 111–119

Rivero RM, Sánchez E, Ruiz J, Romero L (2003) Influence of temperature on biomass, iron metabolism and some related bioindicators in tomato and watermelon plants. *J Plant Physiol* 160(9): 1065-1071

Rodríguez-Falcon M, Bou J, Prat S (2006) Flowering and tuberization: a tale of two nightshades seasonal control of tuberization in potato: Conserved elements with the flowering Response. *Ann Rev Plant Biol* 57: 151-180

Rodríguez-Pérez, L. (2006). Implicaciones fisiológicas de la osmorregulación en plantas. *Agronomía Colombiana* 24(1): 28-37

Rodríguez-Pérez L (2010). Ecofisiología del cultivo de papa. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 4(1): 97-108.

Rolando JL, Ramírez DA, Yactayo W, Monneveux P, Quiroz R (2015) Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environ Exp Bot* 110: 27-35

Roldán A, Díaz-Vivancos P, Hernández JA, Carrasco L, Caravaca F (2008) Superoxide dismutase and total peroxidase activities in relation to drought recovery performance of mycorrhizal shrub seedlings grown in an amended semiarid soil. *J Plant Physiol* 165 (7): 715-722

Romero-Romero T, Sánchez-Nieto S, SanJuan-Badillo A, Anaya A, Cruz-Ortega R (2005) Comparative effects of allelochemical and water stress in roots of *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). *Plant Sci* 168: 1059-1066

Rong-haul L, Pei-Pol G, Baumz M, Grand S, Ceecarelli S (2006). Evaluation of chlorophyll content and florescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agric. Sci.* 5(100): 751-757

Rorat T, Grygorowicz WJ, Irzykowski RR (2004) Expression of KS-type dehydrins is primarily regulated by factors related to organ type and leaf developmental stage during vegetative growth. *Planta* 218: 878-885

Rosa M, Prado C, Podazza G, Interdonato R, González J, Hilal M, Prado F (2009) A complex network in the life of plants. *Plant Signal Behav* 4(5): 388–393.

Rosenzweig C, Strzepek K, Major D, Iglesias A, Yates D, McCluskey A, Hillel D (2004) Water resources for agriculture in a changing climate: international case studies. *Global Environ* 14 (4): 345-360

Rouhi V, Samson R, Lemeurb R, Van Dammea P (2007) Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environ Exp Bot* 59: 117-129

Ruiz Cantón FA, Monte E, Martínez GJ (2002) Fitocromos y desarrollo vegetal. *Investig Cien* 305: 20-29

Sade N, Vinocur BJ, Diber A, Shatil A, Ronen G, Nissan H, Moshelion M (2009) Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin SITIP2; 2 a key to isohydric to anisohydric conversion?. *New Phytol* 181(3): 651-661.

Sakamoto A, Murata N (2002) The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant Cell environ* 25(2): 163-171

Sale PJM (1979) Growth of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) to the small tubers stage as related to soil temperature. *Aust J Agric Res* 30: 667-675

Sánchez C (2003) Acuaporinas: proteínas mediadoras del transporte de agua. *Col Méd* 34 (4): 220-227

Sánchez-Rodríguez E, Rubio-Wilhelmi MM, Cervilla LM, Blasco B, Rios JJ, Rosales ME, Romero L, Ruiz JM (2010) Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. *Plant Sci* 178: 30-40

Sanda S, Yoshida K, Kuwano M, Kawamura T, Nakajima Y, Akashi K, Yokota Y (2011) Responses of the photosynthetic electron transport system to excess light energy caused by water deficit in wild watermelon. *Physiologia Plantarum* 142: 247-264

Santos CM, Verissimo V, Wanderley Filho HC, Ferreira VM, Cavalcante PGD, Rolim EV, Endres L (2013) Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Ind Crop Prod* 41: 203-213

Sapeta H, Costa JM, Lourenco T, Maroco J, Van der Linde P, Oliveira MM (2013) Drought stress response in *Jatropha curcas*: Growth and physiology. *Environ Exp Bot* 85: 76-84.

Saradadevi, R., Bramley, H., Siddique, K. H., Edwards, E., & Palta, J. A. (2014). Contrasting stomatal regulation and leaf ABA concentrations in wheat genotypes when split root systems were exposed to terminal drought. *Field Crop Res* 162: 77-86

Sarquis JI, Gonzalez H, Bernal-Lugo I (1996) Response of two potato clones (*S. tuberosum*L.) to contrasting temperature regimes in the field. *Am Potato Res* 73: 285-300

Segura MA, Santos MC, Núñez CE (2006) Desarrollo fenológico de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el municipio de Zipaquirá (Cundinamarca). *Fitotec Col* 6(2): 33-43

Sermet O, Caliskan HM, Caliska O (2005) Different irrigation methods and water stress effects on potato yield and yield components. *Agr Water Manage* 73: 73-86

Serraj R, Sinclair T (2002) Osmolyte accumulation: Can it really help increase in crop yield under drought conditions?. *Plant Cell Environ* 25: 333- 341

Shao HB, Chu LY, Jaleel CA, Zhao CX (2008) Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C R Biol* 331: 215-225

Shinozaki K, Yamaguchi Shinozaki K (1997) Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol* 115: 327-334

Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2007) Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J Exp Bot* 58 (2): 221–227

Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M (2003) Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Curr Opin Plant Biol* 6: 410–417

Shinozaki K, Yamaguchi Shinozaki K (1997) Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol* 115: 327-334

Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K (2007) Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J Exp Bot* 58 (2): 221-227

Shi-wei G, Yi S, Na S, Qi-rong S (2006) Some Physiological Processes Related to Water Use Efficiency of Higher Plants. *Agric Sci China* 5 (6): 403-411

Singh B, Singh G (2006) Effects of controlled irrigation on water potential, nitrogen uptake and biomass production in *Dalbergia sissoo* seedlings. *Environ Exp Bot* 55: 209-219

Silva E, Ribeiro R, Ferreira-Silva S, Vieira S, Ponte L, Silveira J (2012) Coordinate changes in photosynthesis, sugar accumulation and antioxidative enzymes improve the performance of *Jatropha curcas* plants under drought stress. *Biomass and bioenergy* 45: 270-279

Sivamani E, Bahieldin A, Wraith JM, Al-Niemi T, Dyer WE, Ho TD, Qu R (2000) Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. *Plant Sci* 155: 1-9

Skriver K, Mundy J (1990) Gene expression in response to abscisic acid and osmotic stress. *Plant Cell* 2: 505-512

Ślesak I, Libik M, Karpinska N, Karpinski S, Miszański Z (2007) The role of hydrogen peroxide in regulation of plant metabolism and cellular signalling in response to environmental stresses. *Acta Biochim Pol* 54 (1): 39-50

Smirnoff N (1993) The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytol* 125: 27–58

Smith-Espinoza C, Richter A, Salamini F, Bartels D (2003) Dissecting the response to dehydration and salt (NaCl) in the resurrection plant *Caterostigma plantagenium*. *Plant Cell Environ* 26: 1307-1315

Somogyi M (1952) Notes of sugar determination. *J Biol Chem* 195:19-23

Song Y, Ito Sh, Imaizum T (2013) Flowering time regulation: photoperiod- and temperature-sensing in leaves. *Trend Plant Sci* 18 (10): 575-583

Sonnewald W (2001) Control of potato tuber sprouting. *Trends Plant Sci* 6 (8): 333-335

Spooner D, McLean K, Ramsay G, Waugh R, Bryan G (2005) A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Pnas*. 102 (41): 14694–14699

Sprenger H, Rudack K, Schudoma C, Neumann A, Seddig S, Peters R, Zuther E, Kopka J, Hinch H, Walther D, Köhl, K. (2015). Assessment of drought tolerance and its potential yield penalty in potato. *Functional Plant Biology* 42: 655-667

Springate D, Kover P (2014) Plant responses to elevated temperatures: a field study on phenological sensitivity and fitness responses to simulated climate warming. *Global Chang Biol* 20: 456-465

Srivalli B, Sharma G, Khanna-Chopra R (2003) Antioxidative defense system in an upland rice cultivar subjected to increasing intensity of water stress followed by recovery. *Physiol Plant* 119: 503-512

Sreenivasulu N, Harshavardhan VT, Govind G, Seiler C, Kohli A (2012) Contrapuntal role of ABA: does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress?. *Gene* 506(2): 265-273

Stark JC, Dwelle RB (1989) Antitranspirant effects on yield, quality, and water use efficiency of Russet Burbano potatoes. *Am Potato J* 66: 563-574

Steudle E (2000) Water uptake by roots: effects of water deficit. *J Exp Bot* 51(350): 1531-1542

Struik P, Geertsema J, Custers C (1989) Effects of shoot, root and stolon temperature on the development of the potato (*Solanum tuberosum* L.) plant. III. Development of tubers. *Potato Res* 32 (2): 151-158

Sun J, Jun G, Shuang X, Song A, Chen F, Fang W, Jiang J, Chen S (2013) Changes in leaf morphology, antioxidant activity and photosynthesis capacity in two different drought-tolerant cultivars of chrysanthemum during and after water stress. *Sci Hort* 161: 249–258

Surendar KK, Devi DD, Ravi I, Jeyakumar P, Velayudham (2013) Water stress affects plant relative water content, soluble protein, total chlorophyll content and yield of ratoon banana. *Int J Hortic* 3: 96-103

Swidrak I, Schuster R, Oberhuber W (2013) Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought. *Flora* 208: 609- 617

Tanimoto E (2012) "Tall or short? Slender or thick? A plant strategy for regulating elongation growth of roots by low concentrations of gibberellin." *Annals of botany* 110.2: 373-381

Tekalign, T. y Hammes, P.S. 2005. Growth and productivity of potato as influenced by cultivar and reproductive growth II. Growth analysis, tuber yield and quality. *Sci Hor* 105: 29-44

Teixeira J, Pereira S (2007) High salinity and drought act on an organ-dependent manner on potato glutamine synthetase expression and accumulation. *Environ. Exp. Bot.* 60, 121–126.

Thornton MK, Malik N, Dwelle R (1996) Relationship between leaf gas exchange characteristics and productivity of potato clones grown at different temperatures. *Amer Potato J* 73 : 63-77

Timlin D, Lutfur Rahman SM, Baker J, Reddy VR, Fleisher D, Quebedeaux B (2006) Whole plant photosynthesis, development, and carbon partitioning in potato as a function of temperature. *Agron J* 98(5): 1195-1203

Touchette BW, Smith GA, Rhodes KL, Poole M (2009) Tolerance and avoidance: Two contrasting physiological responses to salt stress in mature marsh halophytes *Juncus roemerianus* Scheele and *Spartina alterniflora* Loisel. *J Exp Mar Biol Ecol* 380(1): 106-112

Tourneux C, Devaux A, Camacho MR, Mamani P, Ledent JF <sup>a</sup> (2003) Effects of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (I): morphological parameters, growth and yield. *Agronomie* 23: 169-179

Tourneux C, Peltier G (1995) Effect of water deficit on photosynthetic oxygen exchange measured using <sup>18</sup>O<sub>2</sub> and mass spectrometry in *Solanum tuberosum*. *Planta* 195 (4): 570-577

Tourneux Ch, Devaux A, Camacho MR, Mamani P, Ledent JF <sup>b</sup> (2003) Effects of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie* 23: 180-190

Tyerman SD, Niemietz C, Bramley H (2002) Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant Cell Environ* 25: 173-194

Uehlein N, Lovisolo C, Siefritz F, Kaldenhoff R (2003) The tobacco aquaporin NtAQP1 is a membrane CO<sub>2</sub> pore with physiological functions. *Nature* 425: 734-737

Ulrich B (1974) *Method enzymology*. New York. Academic Press. 121p

Valentovic P, Luxová M, Kolarovic L, Gasparíková O (2006) Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. *Plant Soil Environ* 52: 186-191



- Valiente OM (2001) Sequia: definiciones, tipologías y métodos de cuantificación. Invest Geog 26: 50-80
- Van den Bilcke N, Simbo DJ, Samson R (2013) Water relations and drought tolerance of young African tamarind (*Tamarindus indica* L.) trees. S Afr J Bot 88: 352-360
- Van den Bilcke N, Simbo DJ, Samson R (2013) Water relations and drought tolerance of young African tamarind (*Tamarindus indica* L.) trees. S Afr J Bot 88: 352-360
- Van Loon C D (1981) The effect of water stress on potato growth, development and yield. Am Potato J 58: 51-69
- Van-Delden A, Pecio A, Haverkort A (2000) Temperature Response of Early Foliar Expansion of Potato and Wheat. Ann Bot 86: 355-369
- Van Loon CD (1981) The effect of water stress on potato growth, development, and yield. Am Potato J 58(1): 51-69
- Vasquez-Robinet C, Mane SP, Ulanov AV, Watkinson JI, Stromberg VK, De Koeyer D, Grene R (2008) Physiological and molecular adaptations to drought in Andean potato genotypes. J Exp Bot 59(8): 2109-2123
- Villaseca S, S-Añ RN, Muñoz I (1986) Fenología y sumas de temperaturas en 24 variedades de vid. Agri Téc: 46(01)
- Vos J, Haverkort AJ (2007) Water availability and potato crop performance. In: Vreugdenhil (ed) Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives, 1st Edn. Elsevier, Italy, pp 333- 351
- Vreugdenhil D, Bradshaw L, Gebhardt C, Govers F, MacKerron D, Taylor A, Heather A (2007) Potato Biology and Biotechnology: Advances and perspectives. First edition. Elsevier. Amsterdam, Netherlands. 823 p
- Waddell JT, Gupta S, Moncrief J, Rosen H, Steele D (2000) Irrigation and nitrogen-management impacts on nitrate leaching under potato. J Environ Qual 29: 251-261
- Wang D, Kang Y, Wan S (2007) Effect of soil matric potential on tomato yield and water use under drip irrigation condition. Agricultural Water Management 87(2): 180-186
- Wang FX, Kang Y, Liu SP, Hou XY (2007). Effects of soil matric potential on potato growth under drip irrigation in the North China Plain. Agril water manage 88(1): 34-42
- Wang W, Vinocur B, Altman A (2003) Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. Plant 218: 1-14
- Wang Y, Ding M, Gu X, Wang J, Pang Y, Gao L, Xia T (2013) Analysis of interfering substances in the measurement of malondialdehyde content in plant leaves. Am J Biochem Biotech 9 (3): 235-242
- Wang Y, Jiang J, Zhao X, Liu G, Yang Ch, Zhan L (2006) A novel lea gene from *Tamarix androssowii* confers drought tolerance in transgenic tobacco. Plant Sci 171: 655-662

Warren KC (2008) Evaluation of wild *Solanum* species for drought resistance *Solanum gandarillasii*. *Environ Exp Bot* 62: 221-230

Wegener C, Jansen G (2013) Antioxidants in Different Potato Genotypes: Effect of Drought and Wounding Stress. *Agriculture* 3: 131-146

Went, F. W. (1953). The effect of temperature on plant growth. *Ann Rev Plant Physiol* 4(1): 347-362

Westgate ME, Boyer JS (1985) Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth and low water potentials in maize. *Plant* 164: 540-549

Wingler A, Quick WP, Bungard RA, Bailey KJ, Lea PJ, Leegood RC (1999) The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. *Plant Cell Environ* 22: 361-373

Xu D, Duan X, Wang BM, Hong B, Ho DT, Wu R (1996) Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, *HVA1*, from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. *Plant Physiol* 110: 249-257

Xu Z, Zhou G, Shimizu H (2010) Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signal Behav* 5: 649-654

Yamauchi, Y., Furutera, A., Seki, K., Toyoda, Y., Tanaka, K., & Sugimoto, Y. (2008). Malondialdehyde generated from peroxidized linolenic acid causes protein modification in heat-stressed plants. *Plant Physiol Biochem* 46(8): 786-793

Yanga J, Zhang N, Ma C, Qu Y, Sia H, Wang D (2013) Prediction and verification of microRNAs related to proline accumulation under drought stress in potato. *Comput Biol Chem* 46: 48-54

Yordanov I, Velikova V, Tsonev T (2003) Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulg. J. Plant physiol special issue*: 187-206

Yoshida K., Kaothien P, Matsui T, Kawaoka A, [http://translate.googleusercontent.com/translate\\_c?hl=es&langpair=en%7Ces&u=http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed%3Fterm%3D%22ShinmyoA%22%5BAuthor%5D&rurl=translate.google.com.co&usq=ALkJrhhtubmZTpLvrlhvlciVCFl3-GFqQ](http://translate.googleusercontent.com/translate_c?hl=es&langpair=en%7Ces&u=http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed%3Fterm%3D%22ShinmyoA%22%5BAuthor%5D&rurl=translate.google.com.co&usq=ALkJrhhtubmZTpLvrlhvlciVCFl3-GFqQ) (2003) La biología molecular y la aplicación de los genes de la peroxidasa de la planta. *Appl Microbiol Biotechnol* 60 (6): 665-670

Yoshida K, Kaothien P, Matsui T, Kawaoka A, Shinmyo A (2003) La biología molecular y la aplicación de los genes de la peroxidasa de la planta. *Appl Microbiol Biotech* 60 (6): 665-670

Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K (2014). ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. *Curr Opin Plant Biol* 21: 133-139

Yuan BZ, Nishiyama S, Kang Y (2003) Effects of different irrigation regimes on the growth and yield of ripirrigated potato. *Agric. Water Manage* 63: 153-167

Yuan F, Bland W (2004) Light and temperature modulated expolinear growth model for potato (*Solanum tuberosum* L.). *Agri Fort Meteorol* 121: 141-151

Yuan FM, Bland WL (2005) Comparison of light-and temperature-based index models for potato (*Solanum tuberosum* L.) growth and development. *Am J Potato Res* 82(5): 345-352

Zadraznik T, Hollung K, Egge-Jacobsen W, Megli V, Sustar-Vozli, J (2013) Differential proteomic analysis of drought stress response in nleaves of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J Proteom* 78: 254-272

Zaefyzadeh M, Quliyev RA, Babayeva SM, Abbasov MA (2009) The effect of the interaction between genotypes and drought stress on the superoxide dismutase and chlorophyll content in durum wheat landraces. *Turkish J Biol* 33(1): 1-7

Zamora H (2009) Métodos selectos de bioquímica experimental. Universidad Nacional de Colombia. Unibiblos. Colombia. 257p

Zanella F, Watanabe TM, Lima ALS, Shiavinato MA (2004) Photosynthetic performance in jack bean (*Canavalia ensiformis* (L.) D.C.) under drought and after rehydration. *Braz J Plant Physiol* 16: 181-184

Zeevaart JAD, Creelmen RA (1988) Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39: 439-473

Zegada-Lizarazu W, Monti, A (2013) Photosynthetic response of sweet sorghum to drought and re-watering at different growth stages. *Physiol Plant* 149: 56-66

Zhao-Bo Ch, Jiao-Wen T, Zhan F (2009) Advances and Developing Tendency of Water Use Efficiency in Plant Biology. *Agric Sci China* 8(7): 855-863

Zhu JK (2003) Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Biol* 53: 247-273

Zlatev ZS, Yordanov IT (2004) Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulg J Plant Physiol* 30: 3-18

Zoebl D (2006) Is water productivity a useful concept in agricultural water management?. *Agri Water Manage* 84: 265-273

Zrost J, Vacek K, Hala J, Janakova I, Adamec F, Ambro M, Dian J, Vacha M (1994) Influence of water stress on photosynthesis and variable chlorophyll fluorescence of potato leaves. *Biol Plant* 36 (2): 209-214

Zyalalov A (2004) Water flows in higher plants: physiology, evolution, and system analysis. *Russian J. Plant Physiol* 51(4): 547-555  
ic/texto1html).